2° ex. Pl 260 c2

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SERIE
Série A, Zoologie
TOME XLVIII
FASCICULE 2

J.-P. GASC

INTRODUCTION A L'ÉTUDE DE LA MUSCULATURE AXIALE DES SQUAMATES SERPENTIFORMES

PARIS
EDITIONS DU MUSEUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V°)
—
1967

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A. Zoologie. Tome XLVIII. Fascicule 2. — 1967

INTRODUCTION A L'ÉTUDE DE LA MUSCULATURE AXIALE DES SQUAMATES SERPENTIFORMES

par

J.-P. GASC

Assistant au Muséum National d'Histoire Naturelle

Nous nous proposons de réunir dans ce travail un ensemble de données constituant la base indispensable à la connaissance anatomique de la musculature axiale des Squamates apodes.

Parmi les Reptiles actuels, l'ordre des Squamates montre en effet un trés grand nombre de formes chez lesquelles la régression des membres s'accompagne d'une élongation du tronc, et ainsi, sur un plan fonctionnel, de la prépondérance de la musculature axiale dans les mouvements locomoteurs. Il semble même qu'on ait affaire à une tendance générale dans ce groupe systématique quand on considère le nombre de ces formes et la variété des milieux ainsi colonisés.

Avant d'analyser les rapports qui s'établissent entre ces organismes et les cadres physiques dans lesquels ils se déplacent (les différents types de locomotion rampante) ou bien d'établir des filiations hypothétiques entre tel ou tel mode de comportement locomoteur (1), il nous a paru indispensable d'étudier l'organisation musculaire des principaux types de Squamates apodes, en rassemblant le plus précisément possible des données anatomiques purement topographiques. Nous avons pensé obéir en cela à la démarche naturelle des connaissances, qui veut que l'Anatomie pure, Anatomie du cadavre, précéde la compréhension du vivant.

I — GENERALITES

A — HISTORIQUE

A notre connaissance, la description d'une dissection d'un Crotale, effectuée en 1683 à la Royal Society de Londres par Tyson, constitue le premier ouvrage traitant de la myologie d'un Reptile apode. Hubner (1815) et d'Alton (1834) ont réalisé les premières monographies myologiques sur de gros Boïdés. Cuvier résume dans les « Leçons d'Anatomie comparée » (1836) les connaissances de son époque à ce sujet. Par la suite, les travaux anatomiques furent entrepris plutôt dans une perspective évolutive ; les organismes serpentiformes, envisagés alors comme formes régressives, attirèrent l'attention par la réduction de leur système appendiculaire. Le travail de Fürbringer (1870) sur les extrémités des Sauriens serpentiformes en est le meilleur exemple. Citons aussi

(1) Cet aspect du problème fera l'objet de publications ultérieures.

Source : MNHN, Paris

la monographie de SMALIAN (1885) sur les Amphisbéniens qui fait une large place à l'étude de la musculature axiale.

Le premier quart de ce siècle voit deux travaux importants consacrés à la musculature axiale des Vertébrés. Celui de NISHI (1919) contient une étude du Python molure, tandis que VALLOIS (1922), mettant en évidence une évolution générale des masses musculaires de l'épisome quand on passe des Poissons aux Tétrapodes, insiste sur l'importance du stade reptilien. Les Reptiles inaugurent une vie pleinement terrestre, leur musculature est très différenciée. Certains traits de sur-différenciation propres aux serpentiformes sont pour la première fois mis en relief.

MOSAUER (1935) dégage trois types d'organisation fondamentaux à l'intérieur du sous-ordre des Ophidiens, le type Colubridé paraissant le plus spécialisé, du moins en comparaison du type Boïdé et du type Vipéridé. Mais cet auteur semble avoir ignoré les travaux de VALLOIS qui replaçaient les Serpents dans le cadre général reptilien ; aussi bien les conclusions phylogénétiques qu'il avance, avec d'ailleurs une prudence louable, peuvent prêter le flanc à la critique. Nous ne citerons ici qu'un exemple. Selon cet auteur, la fusion de l'épineux (m. *spinalis*) avec le demi-épineux (*m. semi-spinalis*) et leur insertion commune avec le multifide (m. *multifidus*) est un caractère primitif propre aux Boïdés, la différenciation de cette masse du transversaire n'intervenant que chez les Vipéridés et les Colubridés. Or l'étude des Sauriens conduit à une interprétation inverse : distinct chez la plupart des formes tétrapodes, ces muscles fusionnent dans leur portion crâniale chez les Pygopodidés pour l'épineux et le semi-épineux, chez les Amphisbéniens pour l'épineux et le multifide, chez *Feylinia* pour les trois (GASC, 1963, 1965). Ces fusions peuvent donc au contraire faire figure de spécialisation propre à un certain type de mobilité vertébrale.

AUFFENBERG (1958, 1961) a entrepris de compléter les travaux de MOSAUER, c'est-à-dire d'appliquer l'étude de la musculature axiale des Serpents à la systématique, mais il a ressenti la nécessité d'élargir les problèmes d'organisation myologique à l'ensemble des Reptiles serpentiformes, voire même à tout vertébré apode (1959, 1962).

Par conséquent, si nous excluons ici quelques travaux de Physique biologique et ceux d'Anatomie fonctionnelle, les premiers ayant la fâcheuse tendance à ne pas tenir suffisamment compte de l'organisation musculaire, la littérature nous offre bien peu de données sur le sujet qui nous intéresse.

Cet historique révèle, d'autre part, la nécessité de rechercher, hors du sous-ordre des Ophidiens, des arguments propres à éclaircir certains points de la myologie de ces animaux. Nous avons donc entrepris une étude comparative s'étendant à l'ensemble des Squamates serpentiformes.

Il nous a paru indispensable d'accorder une place importante à une introduction pour rappeler le cadre anatomique général dans lequel s'insère l'organisation de la musculature axiale, mais aussi pour justifier les méthodes utilisées au cours de notre entreprise.

B — DONNEES EMBRYOLOGIQUES

Les embryons des Vertébrés présentent une segmentation régulière du mésoblaste paraxial en massifs pairs symétriques par rapport au plan longitudinal que matérialise le septum dorsal. Chaque paire de segments primitifs, ou somite, se différencie en trois formations embryonnaires aux destinées respectivement musculaire, squelettique et excrétrice : le myotome, le sclérotome et le néphrotome. Le mésoblaste latéro-vertébral reste insegmenté, constituant la lame latérale (fig. 1).

1. La vertèbre et la côte reptiliennes

Il n'est pas dans notre propos d'entrer dans le détail des controverses soulevées par les interprétations hypothétiques du développement de la vertèbre chez les Amniotes, comparé à celui de la vertèbre des Anamniotes et plus

Source : MNHN, Paris

particulièrement des Poissons. La mise au point de WILLIAMS (1959) et l'ouvrage de SCHMALHAUSEN consacré à l'origine des Vertébrés terrestres (1964) permettent de retenir un ensemble suffisant de faits indiscutables.

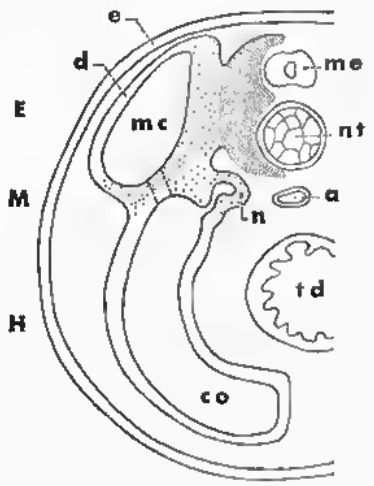


Fig. 1. — Coupe transversale schématique dans un embryon de Vertébré
a., aorte dorsale ; co., cavité coelomique ; d., dermatome ; e., ectoderme ; mc., myocèle ; me., moelle épinière ; n., nephrotome ; nt., notocorde ; s., sclérotome ; t. d., tube digestif ; E, épimère ; H, hypomère ; M, mésomère.

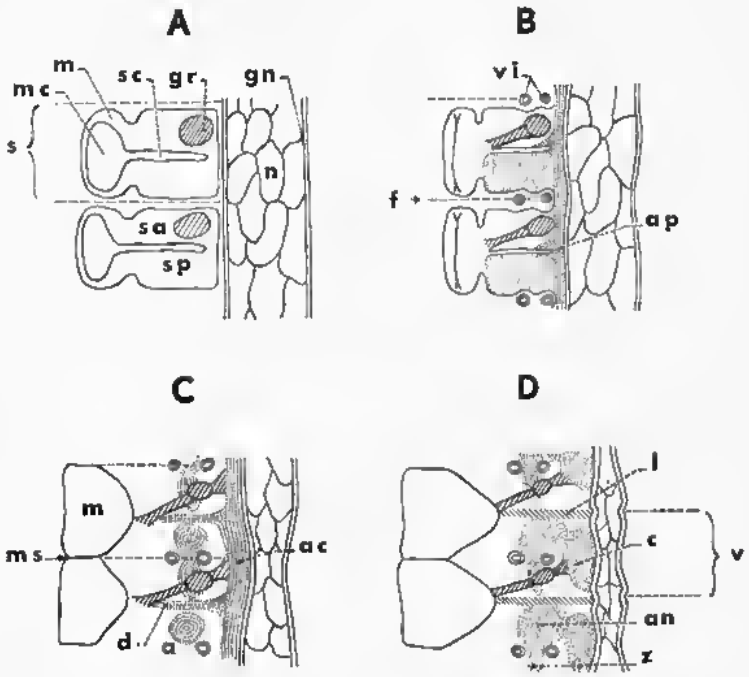


Fig. 2. — Passage de la segmentation primaire en sclérotomes à la segmentation secondaire en vertèbres (d'après GOODRICH). Coupes frontales schématiques.
A, disposition initiale correspondant à la fig. 1 ; B, condensation du post-sclérotomite et formation de l'anneau péricordal ; C, apparition du disque intervertébral embryonnaire ; D, début de la chondrification ; ac., anneau central ; an., base de l'arc neural ; a. p., anneau péricordal ; c., centrum vertébral ; d., disque intervertébral embryonnaire ; f. fissure interselérotomique ; g. n., gaine notocordale ; g. r., ganglion rachidien ; l., ligament intervertébral ; m., myotome ; mc., myocète ; ms., myosepte ; n., notocorde ; s., limites d'un somite ; sa., sclérotomite antérieur ; sc., sclérocèle ; sp., sclérotomite postérieur ; v., limites d'une vertèbre ; v. i., vaisseaux sanguins intersegmentaires ; z., ébauche de zygapophyse.

Source : MNHN, Paris

Dans un premier stade, le sclérotome apparaît comme une masse de cellules qui se séparent de la paroi ventromédiale du somite pour venir se grouper autour du tube nerveux et de la notocorde. Chaque massif sclérotomique est séparé de ses voisins immédiats par une zone transversale pauvre en cellules, formant une fissure interselérotomique. Cette fissure est empruntée par les vaisseaux sanguins intersegmentaires qui en marquent par la suite l'emplacement (fig. 2 A, B).

D'autre part, un plan transversal dépourvu de cellules s'étend à l'intérieur de chaque sclérotome, le partageant en une portion antérieure (ou crâniale) renfermant les racines rachidiennes y compris le ganglion dorsal, et une portion postérieure (ou caudale). Cette zone de partage intrasclérotomique constitue une cavité plus ou moins virtuelle, le sclérocèle, qui communique latéralement avec une cavité interne du myotome, le myocèle. Progressivement, la portion caudale des sclérotomes devient plus riche en cellules, ou du moins, paraît plus chromophile (fig. 2 B).

Les cellules mésenchymateuses, situées sur les faces antérieure, postérieure et médiale du sclérocèle, perdent leurs prolongements et, en se tassant, forment des anneaux concentriques autour de la notocorde. Les deux parties du sclérotome contribuent à la constitution de ces anneaux périchordaux. Les cellules des zones séparant ces anneaux se disposent à leur tour en enveloppe péricordale de telle sorte que la corde est enfermée par un tube d'origine sclérotomique.

La densité relative des cellules marque alors les limites des futures vertèbres. En particulier la base des arcs neuraux est très nettement indiquée, et la condensation est maximum dans la région comprise entre l'anneau péricordal en avant et les vaisseaux intersegmentaires en arrière, c'est-à-dire à partir de matériel issu de la moitié caudale du sclérotome. Des ponts unissent dorsalement chacune de ces condensations avec ses voisines en enjambant les racines des nerfs rachidiens ; il s'agit d'un matériel issu de la moitié crâniale du sclérotome. Le tube périchordal forme, au niveau des vertèbres, un anneau central, et entre les vertèbres (niveau du sclérocèle), le disque intervertébral embryonnaire (fig. 2 C, D). Ce dernier est particulièrement dense dans la zone externe de la portion ventrale, formant un épaississement médio-ventral, le futur intercentre ou hypocentre, auquel peuvent s'ajouter des condensations simples ou paires, les hémapophyses. La participation de chacune des moitiés sclérotomiques à la constitution de l'intercentre et des hémapophyses varie selon les formes, ce qui explique les différences morphologiques observables chez les Reptiles adultes (Gasc, 1961).

La chondrillification débute dans la base des arcs neuraux (issue de la portion sclérotomique caudale) ; ou bien dans la région centrale (péricordale). Les joints zygapophysaires s'établissent plus tard par rupture des ponts dorso-intervertébraux (issus de la portion sclérotomique crâniale).

Par conséquent, la segmentation primitive en sclérotomes s'efface progressivement pour faire place à une segmentation secondaire en vertèbres, comprenant un disque central péricordal s'étendant d'un sclérocèle (à présent remplacé par le disque intervertébral) à un autre, un arc neural formé principalement à partir d'une moitié sclérotomique caudale (n), un toit neurozygapophysaire, issu d'une moitié sclérotomique crâniale (n + 1), et d'un hypocentre intercentral d'origine probablement mixte (moitiés caudale et crâniale du même segment n).

— Segmentation secondaire et vertèbres des premiers Tétrapodes.

Cette segmentation secondaire n'atteint pas les myotomes qui conservent leur cloisonnement primitif par des myoseptes. Il en résulte un décalage entre la musculature et le squelette axial, et celui-ci étant intersegmentaire, les myoseptes l'atteignent sensiblement au milieu de chaque vertèbre, tandis que l'articulation entre deux vertèbres successives se fait au milieu du segment musculaire. On a souvent souligné l'importance fonctionnelle d'une telle disposition dans la flexion de la colonne vertébrale.

Chez les premiers Tétrapodes (Stégocéphales), il semble que divers systèmes de mobilité vertébrale aient été essayés, y compris des articulations entre

Source : MNHN, Paris

les éléments constitutifs de la vertèbre, restés distincts les uns des autres (vertèbre temnospondyle). La notocorde se trouve écrasée par une paire de demi-arcs neuraux reposant sur un arc ventral (hypocentre), tandis qu'une paire de pièces latérales (pleurocentres) unit les demi-arcs neuraux successifs (fig. 3 A). Dans la vertèbre rachitome, les pleurocentres sont réduits à leur portion supérieure, les hypocentres successifs étant jointifs ; dans la vertèbre embolomère, hypocentre et pleurocentre (alors impair) se partagent le soutien de l'arc neural, chaque centrum vertébral est ainsi articulé en son milieu ; dans la vertèbre stéréospondyle, le centrum est tout d'une pièce, résultant,

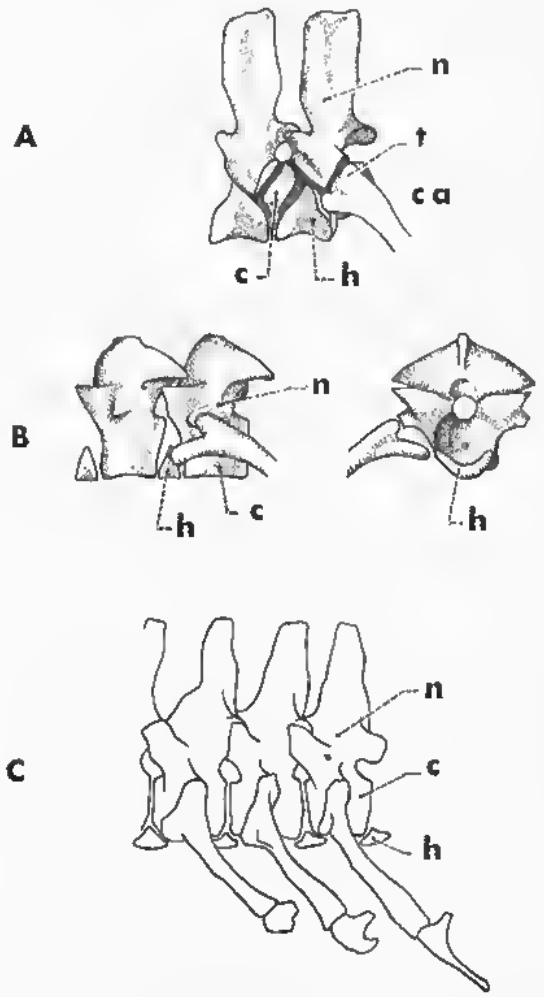


Fig. 3. — A, La vertèbre temnospondyle = *Eryops* (d'après SCHMALHAUSEN). vue latérale gauche. B, Vertèbres de *Seymouria* (d'après SCHMALHAUSEN), vue latérale gauche et vue antérieure. C, Vertèbres cervicales de *Sphenodon*.
c., centrum ; ca., capitulum ; h., hypocentrum ; n., arc neural ; t., tubercule.

semble-t-il, de la fusion entre l'hypocentre et le pleurocentre. Ces catégories vertébrales utilisées d'abord comme caractères systématiques par les paléontologues, paraissent plutôt refléter des types morpho-fonctionnels. En effet, un même type est représenté par des animaux d'origine distincte (hétérogénéité des Amphibiens à vertèbres téléospondytes) ou au contraire un même animal peut posséder, selon les régions vertébrales, des vertèbres d'un type différent (les vertèbres caudales sont rachitomes chez certains Amphibiens embolomères, exemple cité par LEHMAN, 1955).

Une explication fonctionnelle de la vertèbre rachitome a été récemment proposée par PARRINGTON (1967). La grande extension de ce type, dès les

Source : MNHN, Paris

Ichthyostégidés, chez des formes de taille très différente et dans des groupes distincts ou non contemporains, ne trouve pas en effet d'explication embryologique. La construction d'un modèle mécanique, constitué par un tube de caoutchouc (la notocorde) enserré dans des blocs de bois disposés comme les éléments d'une vertèbre rachitome, a révélé qu'il était possible d'obtenir, pour une même force appliquée, une rotation de 50 % supérieure à celle obtenue dans le cas où le tube est enserré dans des cylindres de bois (centrum péricordal en une pièce). Cette forte torsion de la colonne vertébrale dans sa portion antérieure aurait permis aux Stégocéphales de conserver, au cours de la marche, leur centre de gravité dans les limites de leur triangle de sustentation malgré la taille colossale de leur tête et la brièveté de leur colonne présacrée (24 segments en moyenne).

— Evolution des constituants de la vertèbre des premiers Amniotes.

L'évolution ultérieure montre une tendance générale à la solidarisation des éléments de la vertèbre et à la formation d'un centrum d'une seule pièce, soit par prépondérance progressive d'un des constituants, soit par fusion de tous (fig. 4). C'est ainsi que la stéréospondylie est apparue à plusieurs reprises, selon des modalités quelque peu différentes (Bystrov et Efremov, 1940), mais ne dépasse pas le Trias. Des petites formes au corps allongé, les Lépospondyles, paraissent s'être cantonnés dans le milieu aquatique ; leurs centra vertébraux sont aussi formés d'une seule pièce et présentent une certaine ressemblance avec ceux des Urodèles (Schmalhausen, 1964). Lorsque l'arc neural reste libre par rapport au centrum, on parle de vertèbres adélospondyles (Microsauriens).

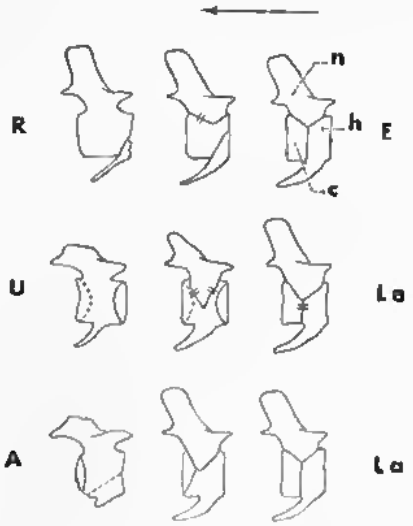


Fig. 4. — La solidarisation des constituants de la vertèbre chez les Tétrapodes (d'après Schmalhausen).
c., centrum ; h., hypocentrum ; n., arc neural.
A, Anoures ; E, Embolomères ; La, Labyrinthodontes ; Le., Lépospondyles ; R, Reptiles ; U, Urodèles.
Le sens de l'évolution est indiqué par la flèche.

Dans les lignées terrestres d'où sont sortis les Amniotes, la solidification du centrum s'est effectuée par élimination de la corde, de plus en plus étranglée au cours de l'ossification et par la prépondérance des éléments pleurocentraux. L'hypocentre est alors réduit à un coin logé ventralement entre deux centra successifs. Il prend le nom d'intercentre (ex. : *Seymouria*, fig. 3 B). La régression des intercentres se poursuit, soit qu'ils se trouvent incorporés au centrum sous la forme d'hypapophyse (région cervicale des Reptiles), soit qu'ils disparaissent totalement. Dans la région caudale, ils se développent en formations paires encadrant les vaisseaux dorsaux (arc hémal, hémapophyses).

Source : MNHN, Paris

Les travaux embryologiques de Männen (1899) et Brünauer (1910), ainsi que les études de morphologie comparée (Cligny, 1899 ; Hoffstetter, 1939 ; Gasc, 1961) permettent d'affirmer, d'une part l'homologie sérielle des hypapophyses et des hémapophyses (on peut observer le passage des premières aux secondes chez un grand nombre de serpents), d'autre part, l'homologie des hypapophyses cervicales des Serpents à celles des Lézards, en tant que pièces ventrales formées à partir de l'hypocentre. Chez les Serpents, comme chez un grand nombre de Lézards (groupe B, Gasc 1961), ces pièces se fixent sous le centrum qui les précède.

Une incertitude demeure quant à l'origine sclérotomique exacte de ces hypocentres. Nous avons vu en effet qu'un même élément, tel que le centrum reptilien, est formé par la participation de deux moitiés sclérotomiques et ne représente donc pas seulement le pleurocentre (= interventral de Ganow) ; de même l'hypocentre, se formant à partir d'un épaississement médio-ventral du disque intervertébral embryonnaire, est probablement d'origine mixte et il suffit de la prédominance de l'une ou l'autre des faces de cette condensation intervertébrale pour faire pénétrer l'élément hypocentral dans le territoire caudal d'une vertèbre n, ou bien dans le territoire cranial de la vertèbre n + 1. Dans l'un et l'autre cas, l'hypocentre reste dans les limites d'une même somite.

La disparition des intercentres dans la région du tronc est à peu près générale chez les Reptiles. Elle a lieu même chez le seul Rhynchocéphale actuel, *Sphenodon*, qui pourtant présente un aspect peu différent de celui de *Seymouria* (fig. 3 C). Howes et Swinnerton (1901) ont en effet montré que les intercentres qui apparaissent entre les vertèbres dorsales de *Sphenodon* représentent des néoformations membraneuses remplaçant tardivement, au cours du développement, les hypocentres cartilagineux régressés.

— Formation des articulations intervertébrales chez les Reptiles.

La conquête du milieu terrestre fut indiscutablement la tendance évolutive majeure des Reptiles. La progression à l'air libre sur un sol compact ne pose pas les mêmes problèmes mécaniques que la nage ou le ramper dans la vase. Dans le cas particulier de Vertébrés tétrapodes, l'arc vertébral et les côtes doivent supporter tout le poids des viscères suspendus entre les deux paires de piles que constituent les membres. Chez les formes aquatiques, la notocorde, organe flexible, restitue à la manière d'un ressort une partie de l'énergie dépensée par la musculature dans la flexion latérale. Or, cette flexibilité devient nuisible chez les Tétrapodes puisqu'elle nécessiterait une dépense musculaire constante pour interdire la flexion dorso-ventrale sous l'effet de la pesanteur. Chez ceux-ci, les corps vertébraux osseux jouent donc un rôle de plus en plus important. Ils assurent à la fois la rigidité indispensable pour résister à l'effondrement dorso-ventral et la flexibilité nécessaire dans la locomotion (rôle moteur de bascule des ceintures, amortissement des saccades lors des changements d'appui, etc...).

Nous avons vu plus haut comment le centrum formé d'une seule pièce, a remplacé progressivement au cours de l'évolution le centrum double (hypocentre et pleurocentre) ; ce sont des Amphibiens serpentiformes, les Lépospondyles, qui montrèrent une première tentative dans ce sens.

Dans les formes terrestres, les articulations intervertébrales sont par conséquent les seules à réaliser un système mixte de guidage et de contention. Phylogénétiquement, les articulations entre les arcs neuraux (joints zygapophysaires) sont les plus anciens. Le maintien de la notocorde dans l'espace intercentral donne aux centra une forme particulière, amphicèle, dans laquelle ils entrent en contact les uns avec les autres par une surface annulaire (ex. : *Sphenodon, Gekko*). Cependant, chez la plupart des Reptiles, un mode d'articulation permettant une plus grande mobilité s'instaure par la disparition complète de la notocorde et l'emboîtement des centra les uns dans les autres. L'articulation est alors du type diarthrose. Dans la vertèbre procèle, un condyle postérieur s'engage dans une cavité glénoïde, ou cotyle, située à la face antérieure du centrum suivant. Cette articulation se constitue à partir du matériel embryonnaire intervertébral. Alors que chez les Crocodiliens l'anneau intervertébral constitue le fond du cotyle et probablement le ménisque en crois-

Source : MNHN, Paris

sant situé ventralement, chez les Squamates, le même matériel s'amasse à l'arrière du centrum constituant le condyle. Toutefois, selon WERNER (1961), le condyle des Sphaerodactylinés, Gekkonidés à vertèbres procèles, est comparable à celui des Crocodiliens : le tissu intervertébral subsiste en effet entre les centra (comme chez les Gekkonidés à vertèbres amphicèles et chez *Sphenodon*) et devient concave antérieurement, formant le fond du cotyle qui reçoit un condyle d'origine centrale.

— ORIGINE ET HOMOLOGIE DE LA CÔTE DES REPTILES.

Il existe au plus deux types de côtes chez les Gnathostomes : côtes dorsales s'étendant à l'intersection de chaque myosepte avec le septum horizontal, et côtes ventrales s'étendant à l'intersection de chaque myosepte avec la paroi cœlomique. Dans l'un et l'autre cas, il s'agit de formations situées dans le myosepte, mais qui se constituent en étroite relation avec la fraction hypocentrale de la vertèbre et ne représentent pas des simples condensations du matériel myoseptal.

Chez les Tétrapodes, il ne subsiste jamais plus d'un seul type de côte, s'étendant proximalement à l'emplacement du septum horizontal (séparant la musculature axiale en portion épisomatique et portion hyposomatique), puis se recourbant distalement jusqu'à entourer la cavité cœlomique. Chez les Poissons Crossoptérygiens et Dipneustes, on ne retrouve qu'une seule paire de côtes par segment, et elles occupent apparemment l'emplacement des côtes ventrales des Téléostéens. S'appuyant principalement sur des faits phylogénétiques (descendance des Tétrapodes à partir des Crossoptérygiens) et embryologiques, certains auteurs (EMELIANOV, 1936 ; SCHMALHAUSEN, 1964) ont émis l'hypothèse d'une homologie entre côtes ventrales des Poissons et côtes des Tétrapodes, ces dernières ayant subi une migration en direction dorsale. Effectivement, tout le secteur dorsal du mésoblaste se trouve considérablement réduit lorsqu'on passe des Poissons aux Tétrapodes, et surtout aux Amniotes. EMELIANOV insiste sur

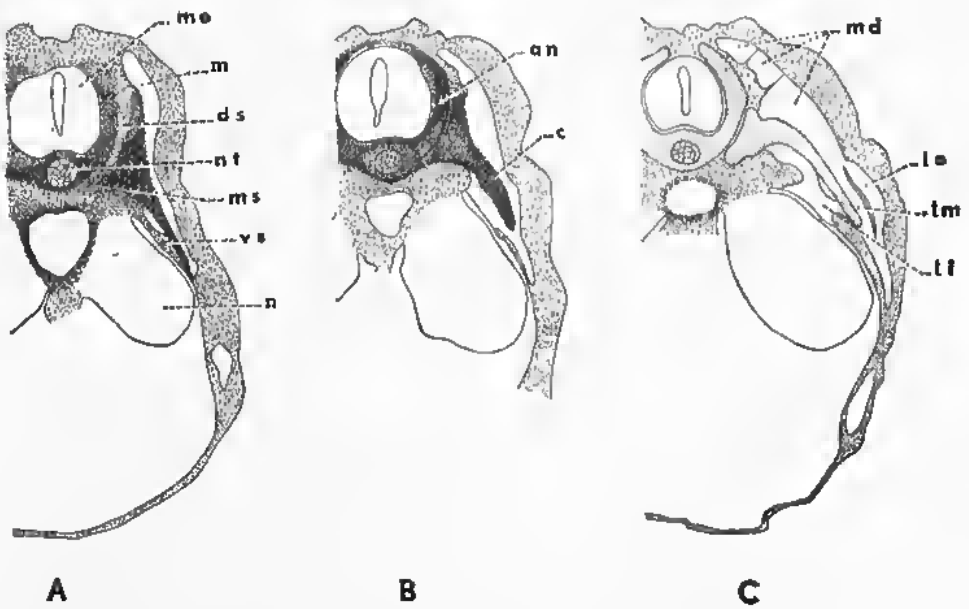


Fig. 5. — Formation de l'ébauche costale chez *Lacerta* (d'après EMELIANOV). Portion antérieure du tronc en coupe transversale.

A, stade mésenchymateux ; B, stade prochondral ; C, stade cartilagineux.

a. n., arc neural ; c., côte ; d. s., portion dorsale du septum transverse ; l. e., lamelle externe de la musculature pariétale ; l. i., lamelle interne de la m. pariétale ; l. m., lamelle moyenne de la m. pariétale ; m., myotome ; m. d., musculature dorsale ; m. e., moelle épinière ; m. s., portion médiale du septum ; n., néphrotome ; n. t., notocorde ; v. s., portion ventrale du septum transverse.

Source : MNHN, Paris

la position ventrale de l'ébauche costale par rapport au matériel embryonnaire à destinée musculaire ; progressivement, ce dernier déborde en direction ventrale, noyant la côte dans sa masse (fig. 5). SCHMALHAUSEN, de son côté, explique cette migration des côtes par une nécessité mécanique : lors de la sortie des eaux tout le poids des viscères pèse sur les côtes et leur affermissement, par élargissement et une fixation de plus en plus haut située sur la vertèbre, constitue donc un avantage.

L'opinion de GÖPPERT (1896), homologuant au contraire les côtes des Amniotes aux côtes dorsales des Poissons, prévaut généralement. Elle ne fait appel à aucune migration hypothétique et se contente d'arguments pris dans la topographie des embryons et des adultes. Toutefois l'effacement du septum horizontal chez les Amniotes laisse encore planer un grand doute sur cette interprétation, et donne, selon nous, beaucoup de poids à la précédente.

La côte apparaît d'abord sous la forme d'une condensation mésenchymateuse en continuité avec la moitié caudale du sclérotome. La séparation n'a lieu qu'au stade de la chondrification. Chez les Amniotes, celle-ci débute dans la région proximale. En cela, elle est comparable à la côte ventrale des Téléostéens et des Brachioptérygiens, alors que chez les Amphibiens la chondrification est centripète, débutant dans la région distale. Chez les Urodèles les côtes passent d'un type à l'autre, le long de la colonne vertébrale.

Par conséquent, suivant le domaine auquel on emprunte les arguments, les interprétations sont totalement divergentes.

Le problème est identique lorsqu'on cherche à définir le type primitif d'articulation costo-vertébrale. Formée en étroite relation avec le matériel hypocentral, la côte paraît s'appuyer d'abord sur les pièces qui en sont issues. C'est en effet le cas chez les formes fossiles dont l'hypocentre est présent. Mais il existe une seconde articulation au niveau de l'arc neural. Alors que la première constitue le système capitulum costal-parapophyse vertébrale, la seconde établit une relation tuberculum costal-diapophyse vertébrale. Pour SCHMALHAUSEN, cette dernière est une néoformation, la côte étant primitivement unicipitale : chez les Urodèles cette articulation se forme par ossification des deux extrémités d'un ligament embryonnaire, qui, dans la phylogénèse, a dû affermir la côte soumise à la pesée verticale des viscères. C'est aussi l'opinion de WILLISTON (1925). L'examen des documents paléontologiques conduit par contre à une opinion différente (GOODRICH, 1930 ; REMANE, 1936 ; WATSON, 1919). En effet, les Stégocéphales montrent généralement les deux types d'articulation, y compris parfois sur les côtes sacrées (*Eogyrinus*) ; il en est de même pour *Seymouria*, considéré comme souche reptilienne ; la côte primitive serait donc bicipitale.

Chez les Reptiles actuels, le type d'articulation costo-vertébrale semble sujet à des contingences topographiques régionales. C'est ainsi que de l'avant vers l'arrière, on observe souvent une coalescence progressive des deux systèmes par remontée de la jonction capitulum-parapophyse sur l'arc neural (ex. : Crocodiliens). Le canal pour l'artère vertébrale, formée par la succession des arcades séparant les deux joints, est alors oblitéré. C'est bien, semble-t-il, une coalescence de ce type qui est à l'origine de l'holocéphalie des côtes chez les Squamates. Il n'est pas rare dans ce cas que la surface articulaire vertébrale montre une forme elliptique, voire légèrement dédoublée par une dépression (= synapophyse) et l'ébauche de la portion proximale de la côte se constitue en rapport avec la majeure partie de la face latérale de la vertèbre (fig. 5, EMELIANOV).

2. La musculature axiale

Chez l'embryon des Vertébrés la croissance de la fraction sclérotomique de chaque somite et sa condensation autour de l'axe neuro-cordal éloigne de ce dernier le reste du somite. De la paroi latérale se détache un ensemble de cellules qui émigre à la face interne de l'ectoderme formant le dermatome. Entre dermatome et sclérotome subsiste donc un massif appelé myotome (*sensu stricto*). Les muscles axiaux se forment à partir du myotome et conservent longtemps la segmentation première. L'unité musculaire constituée à partir du myotome, le myomère, est séparée de ses voisines par des cloisons transver-

Source : MNHN, Paris

sales, les myoseptes, restes du cloisonnement des somites (myocommata). Chez les Gnathostomes, les myomères sont d'autre part divisés en partie dorsale (épaxiale ou épisomatique) et partie ventrale (hypaxiale ou hyposomatique) par un septum horizontal qui, chez les formes inférieures, atteint la surface extérieure du corps au niveau de la ligne latérale principale.

La musculature somatique est ainsi formée primitivement de blocs complètement enclos entre le septum sagittal dorsal, les myoseptes, le septum horizontal et le dermatome.

Mais à partir des Reptiles, la délimitation créée par le septum horizontal devient de plus en plus difficile à reconnaître. D'autre part, on tend à considérer à présent que les somites forment seulement le squelette et le tiers dorsal de la paroi musculaire ; la lame latérale, mésoblaste latéro-ventral non segmenté, formerait la moitié ventrale de la paroi (muscles abdominaux et partie ventrale des intercostaux), tandis que les parties intermédiaires seraient formées *in situ* par l'une et l'autre portion du mésoblaste (Straus et Rawles, 1953) et non pas, comme on le pensait (Mauner, 1896), par des cellules somitiques ayant émigré ventralement.

— Plissement et resegmentation de la musculature axiale.

Chez les Poissons, les myoseptes ne restent pas transversaux au cours du développement. Il suffit en effet de dépouiller une Anguille pour voir que la tranche de ses cloisons dessine un W couché dont la pointe médiane regarde vers le crâne et correspond au niveau du septum horizontal. Elles sont pliées avec une complexité plus ou moins grande suivant les Poissons, et décrivent des surfaces hélicoïdales : la ligne d'intersection avec le septum horizontal est oblique, plus antérieure par son extrémité interne, tandis que la ligne de plicature du secteur épisomatique est oblique dans le sens inverse, plus postérieure par son extrémité interne. Quant à la limite supérieure du myosepte, elle constitue une intersection oblique avec le septum médian dorsal.

Dans la portion épisomatique (V supérieur), nous pouvons distinguer avec Vallois (1922), trois secteurs : un secteur ventral qui glisse sous le myotome précédent (segment latéral de Vallois), un secteur intermédiaire, niveau de la plicature de la cloison, et un secteur dorsal, qui glisse par-dessus le myotome précédent (segment médial de Vallois) (fig. 6).

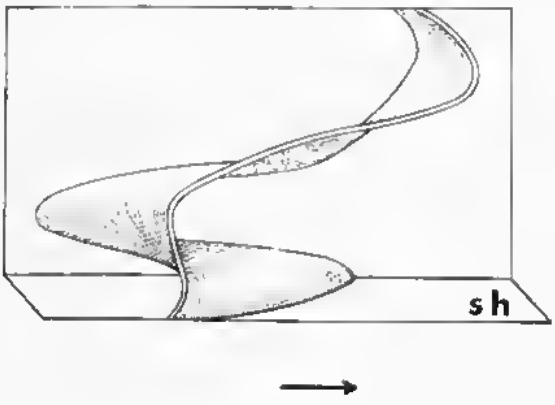


Fig. 6. — Dissection d'un myosepte de Poisson dans sa portion épisomatique (d'après Vallois). s. h., septum horizontal. La direction de la flèche indique l'avant.

Ainsi, bien qu'il y ait toujours autant de myoseptes que de segments, les diverses parties de ces myoseptes pénètrent dans le territoire d'un nombre variable de segments. Ce décalage constitue un remaniement supplémentaire de la mélamérie somitique. Les fibres musculaires tendues entre deux myoseptes consécutifs ne sont pas non plus toutes équivalentes. D'inclinaison variable chez les Poissons, plus obliques en avant vers le bas dans le segment ventral, elles se différencient chez les Urodèles, en fibres profondes, s'insérant sur le

Source : MNHN, Paris

squelette ventral au niveau du segment dorsal, sur les côtes au niveau du segment ventral, et en fibres superficielles conservant des insertions myoseptales.

La musculature axiale devient alors directement motrice des pièces du sclérotome, et se divise en faisceaux unissant les côtes aux vertèbres et les diverses parties des vertèbres entre elles.

Comme nous l'avons signalé plus haut, la condensation vertébrale en position intersegmentaire facilite le rôle moteur de la musculature axiale ; la colonne vertébrale perd son rôle de ressort répondant en antagoniste aux efforts de la musculature ; elle acquiert par contre un rôle statique important et c'est au sein des masses musculaires elles-mêmes que se créent les antagonismes dynamiques.

Tant que la musculature intrinsèque des membres pairs n'est pas suffisamment spécialisée, les allures de la marche sont essentiellement commandées par la musculature tronçale responsable des flexions latérales du corps. Les membres jouent simplement le rôle de pivots articulés, et c'est un lieu commun de dire que la marche rampante des Urodèles n'est pas très différente, dans sa mise en œuvre, de la nage des Poissons (1).

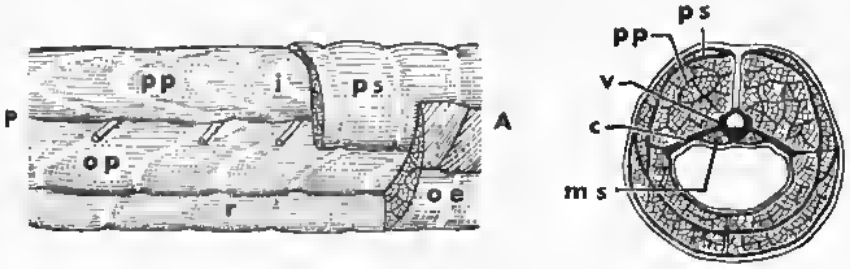


Fig. 7. — Musculature du tronc des Amphibiens apodes (Gymnophiones) d'après Nishi. Vue latérale droite et coupe transversale.

c., côte ; i., inscription tendineuse du myosepte ; ms., muscles sous-vertébraux ; oe., muscle oblique externe ; op., muscle oblique profond ; p. p., partie profonde de la musculature épisomatique ; p. s., partie superficielle de la musculature ; v., vertèbre.

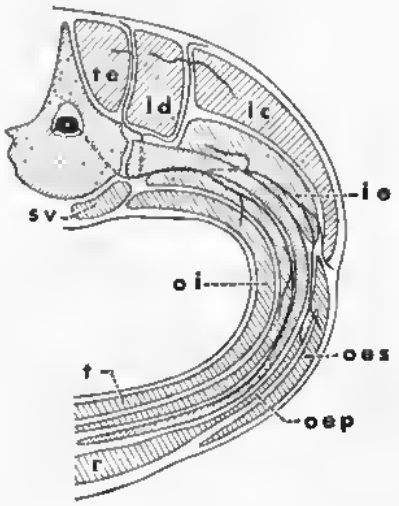


Fig. 8. — Représentation schématique de la musculature du tronc des Reptiles, vue en coupe transversale.

i. c., ilio-costal ; l. e., intercostal externe ; l. d., long dorsal ; o. e. p., oblique externe profond ; o. e. s., oblique externe superficiel ; o. i., oblique interne ; r., système du rectus ; s. v., masse sous-vertébrale ; t., transverse ; t. e., transversaire épineux.

(1) Signalons toutefois une différence : chez les Urodèles les ondulations sont stables, leurs nœuds coïncident à peu près avec l'emplacement des ceintures (Roos, 1964).

Source : MNHN, Paris

L'apodie s'accompagne chez les Amphibiens gymnophiones d'une différenciation plus grande de la musculature dorsale. Nishi (1919) observe chez eux la présence de deux colonnes longitudinales segmentées par des myoseptes obliques (fig. 7). Il homologue le cordon latéral (*pars superficialis*) à l'iliocostal des Reptiles, tandis que le cordon médial (*pars profunda*) serait un transversaire épineux et un long dorsal encore indistincts.

Chez les Reptiles (fig. 8) la limite entre épisome et hyposome devient très dorsale, du moins médialement, car latéralement les côtes se recourbent et tendent à rejoindre leurs symétriques sur la ligne médio-ventrale. Cette disposition entraîne la différenciation d'une musculature intercostale et costo-vertébrale. Il semble que les myoseptes se rompent en trois parties correspondant, selon Vallois, aux trois secteurs décrits plus haut chez les Poissons. Le septum horizontal n'est plus perceptible dans le tronc, et la musculature, en se développant, enrobe complétement les ébauches costales (fig. 5).

D'autre part, la conquête du milieu terrestre par les Amniotes s'est manifestée au niveau de la ceinture pelvienne par une extension de l'ilion en direction dorsale ; ce dernier offre ainsi deux surfaces d'insertion (latérale et médiane) pour les muscles au lieu d'une seule (latérale). Le cordon dorsal du tronc (m. *dorsalis trunci* des Urodèles) se trouve alors divisé longitudinalement en un ilio-costal, qui s'attache sur la surface iliaque externe, et un ensemble long dorsal + transversaire épineux, courant entre la face médiale de l'ilion et l'axe vertébral.

La musculature axiale des Reptiles est donc caractérisée par une resegmentation longitudinale (fig. 8).

Il n'existe pas encore à notre connaissance de travaux embryologiques démontrant la mise en place précise de cette segmentation au cours du développement des Reptiles.

C. — DONNEES MORPHOLOGIQUES

LA VERTEBRE ET LA COTE DES SQUAMATES SERPENTIFORMES (1)

1. La vertèbre

La vertèbre comprend un corps ou centrum, sur lequel s'appuient les deux piliers d'un arc neural, enjambant la moelle épinière et formant dorsalement un toit généralement muni d'une neurépine sagittale. L'hypocentre, nous l'avons vu, tend à disparaître. Il n'est généralement individualisé que dans la région cervicale, formant la moitié ventrale de l'anneau atlantaire et les hypapophyses cervicales, et dans la région caudale où il constitue au moins les bases (hémapophyses) de l'arc hémal.

a) Le centrum (fig. 9 et planche I).

Chez les Squamates serpentiformes, il est toujours procèle ; c'est-à-dire qu'un joint articulaire du type diarthrose (« ball-and-socket ») s'établit entre les centra successifs, le condyle étant porté à l'extrémité postérieure, à l'exception du premier, celui de l'atlas, qui vient s'appliquer à la face antérieure du second et forme l'odontoïde. Le centrum renferme un tissu spongieux plus ou moins abondant, dont le rôle hématogène paraît certain (fig. 10). Des trous nourriciers mettent ce tissu en communication avec l'appareil vasculaire ; mais, dans certains cas (*Typhlops*, *Python*), des foramens médians, d'un calibre supérieur aux petits trous nourriciers pairs, s'ouvrent dans la cavité spongieuse. La face dorsale (endorachidienne) du centrum peut montrer aussi des ouvertures paramédianes (fig. 10, *Python*).

La longueur du centrum varie au long du rachis, reflétant probablement des nécessités d'ordre mécanique. Chez les Reptiles à membres bien développés, à l'exception des Varans, les vertèbres cervicales sont relativement courtes ; puis

(1) Un grand nombre de données concernant la morphologie de la vertèbre et de la côte sont empruntées à un travail s'étendant sur ce sujet à l'ensemble des Reptiles (Hoffstetter et Gasc, sous presse)

Source : MNHN, Paris

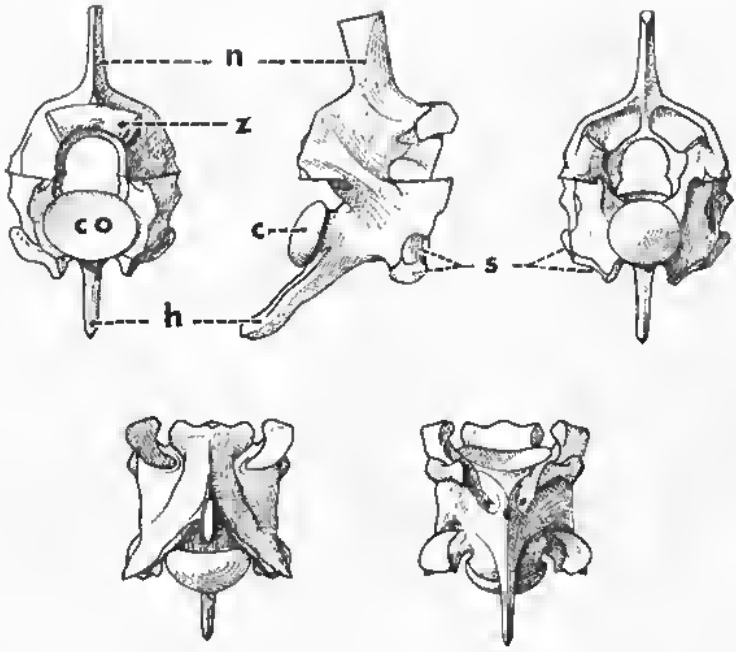


Fig. 9. — *Python.* Vertèbre de la région précardiaque. De gauche à droite, en haut : face antérieure, face latérale droite, face postérieure ; en bas : face dorsale, face ventrale.
c., condyle ; co., cotyle ; h., hypapophyse ; n., neurépine ; s., synapophyse ; z., zygosphène.

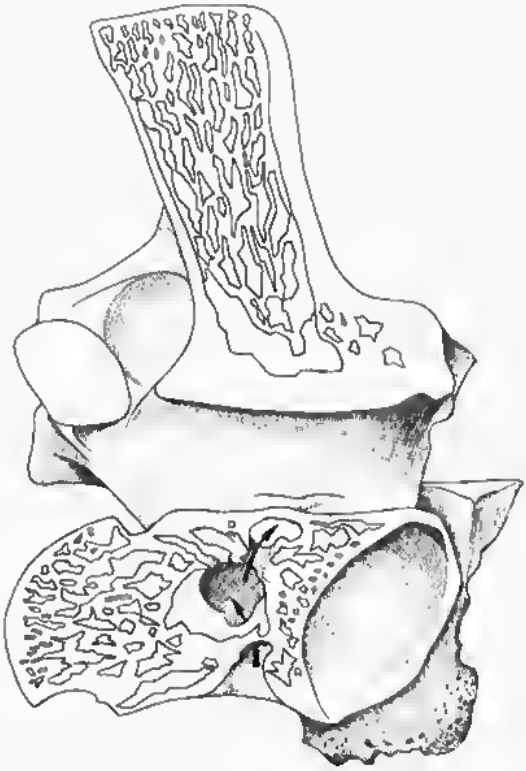


Fig. 10. — *Python.* Coupe sagittale dans une vertèbre de la région post-cardiaque. Les flèches indiquent le passage des canaux médians. Noter l'importance du tissu spongieux dans le centrum et la densification au niveau des surfaces de frottement (corticale du condyle et du cotyle). Les travées osseuses sont grossièrement orientées dans le sens longitudinal. Comparer avec la planche 1 B.

Source : MNHN, Paris

le centrum s'allonge rapidement en arrière de la ceinture pectorale et atteint un maximum dans la région troncale ; enfin, il se raccourcit considérablement dans les dernières présacrées. Chez les formes à membres regressés, on observe une uniformisation des vertèbres présacrées en même temps que l'accroissement de leur nombre. La région cervicale s'estompe, la portion correspondante de la courbe s'incorporant dans l'accroissement progressif de ta longueur (Gasc, 1966). Mais dans tous les cas, on retrouve le brusque raccourcissement présacré, qu'on doit qualifier de précloacal lorsque toute liaison entre la ceinture et l'axe vertébral a disparu. Ceci est valable pour les Ophidiens, y compris ceux chez qui toute trace de ceinture petvienne est absente (Hoffstetter, 1960, 1965).

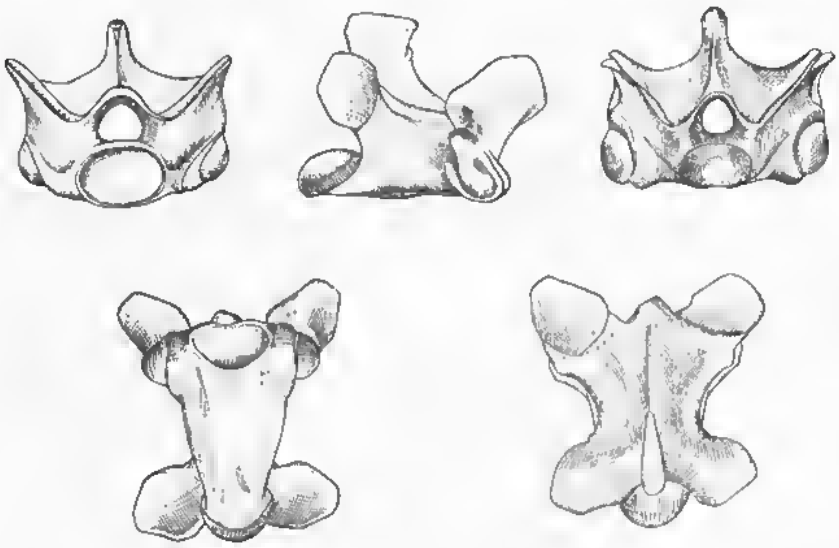


Fig. 11. — *Ophisaurus*. Vertèbre présacrée. De gauche a droite, en haut : face antérieure, face latérale droite, face postérieure ; en bas : face ventrale, face dorsale.

Le condyle n'est pas affecté par la régression des membres. Chez les Sauriens, il est généralement élargi (aplati dorso-ventralement) sans qu'il existe une relation entre le degré de son aplatissement et l'apodie (fig. 11). Chez les Amphisbéniens (fig. 12), il est très élargi, sauf sur les premières vertèbres des Trogonophiidés, où la hauteur dépasse la largeur. Dans la majorité des Ophidiens, le condyle est porté par un col assez distinct (constriction précondy-

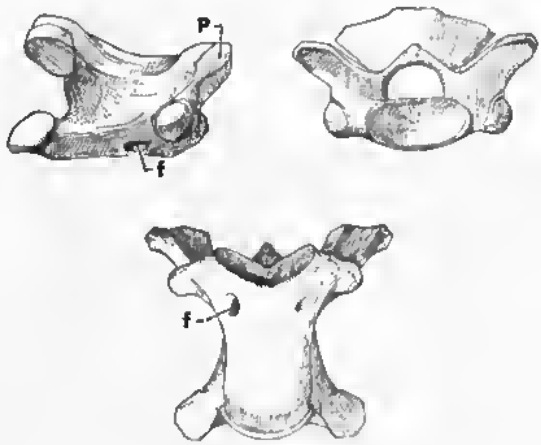


Fig. 12. — *Amphisbaena*. Vertèbre précloacale. En haut : face latérale droite et face antérieure ; en bas : face ventrale.
F, foramen subcentral ; p., processus prézygapophysaire.

Source : MNHN, Paris

lienne du centrum) et il est généralement comprimé latéralement, ou hémisphérique (fig. 9). Les Typhlopidés montrent par contre un condyle très comparable à celui des Amphisbéniens. Signalons simplement que ces différentes formes condyliennes possèdent des caractéristiques mécaniques qu'il faut intégrer dans l'ensemble des systèmes de rotation et de guidage propres à chaque type vertébral.

b) L'arc neural.

Il se soude au centrum par ses piliers (planche II, B). La suture est toujours invisible chez les Squamates adultes. Le bord postérieur des piliers est légèrement échancré pour le passage des nerfs rachidiens. Le toit est surmonté par une neurépine dont l'importance est très variable suivant les formes, et même d'une extrémité à l'autre de la colonne vertébrale. Elle est plus développée dans la région antérieure des Squamates serpentiformes ; elle est réduite ou absente dans la région postérieure chez les formes à tendance souterraine ou vraiment fouisseuses (Dibamidés, Amphisbéniens, et parmi les Ophidiens : Aniliidés, Xenopeltidés, Uropeltidés, Typhlopidés, Leptotyphlopidés), et même chez certaines formes aquatiques (*Chersydrus*, *Acrochordus* dans la région caudale, Hoffstetter, 1965). Elle présente des reliefs terminaux chez certains Serpents (*Bungarus* Hoffstetter 1939, *Melehya*, *Stoliczkaia*, *Xylophis* et *Xenodermus*, Bogert, 1964).

Les arcs neuraux successifs s'articulent entre eux par des facettes, les zygapophyses, de taille et d'orientation variables. Elles sont généralement grandes chez les serpentiformes, et nettement projetées latéralement, leur inclinaison étant faible par rapport à l'horizontale. Les Ophidiens se distinguent des autres Squamates par la position très basse du plan articulaire des zygapophyses situé presque au niveau du plancher du canal rachidien (comparer la fig. 9 à la fig. 11).

L'angle antérieur de l'aile prézygapophysaire montre parfois un saillant plus ou moins projeté latéralement. On ne trouve ce détail que chez certains serpentiformes : les Dibamidés parmi les Sauriens, les Amphisbéniens (fig. 12), les Ophidiens. Ce processus prézygapophysaire correspond au *processus accessorius* décrit par Mosauer chez les Serpents. Sa fréquence est corrélative de la différenciation d'un *m. levator costae*. L'importance exceptionnelle de son développement chez les Colubridés (fig. 32) est en rapport avec le type fonctionnel particulier de leur organisation musculaire.

L'arc neural présente dans plusieurs familles de Squamates deux facettes articulaires supplémentaires formées par le bord cranial du toit ; ces surfaces articulaires regardent en dehors, leur disposition est inverse de celle des prézygapophysaires ; elles constituent un tenon (zygosphène) qui s'engage dans une mortaise (zygantrum) creusée dans le bord postérieur du toit de la vertèbre précédente. Dans ce cas, l'articulation entre les deux toits est double : chaque aile post-zygapophysaire glisse sur les deux bords d'une encoche antéro-latérale de la vertèbre suivante. Ce qui n'est d'abord qu'un simple rebroussement de la facette prézygapophysaire (indiqué déjà chez *Sphenodon*) devient une facette complètement indépendante, regardant vers le bas. Le maximum de spécialisation se rencontre chez certains Sauriens de grande taille à membres développés (Iguanidés, Teiidés) et chez les Serpents (Planche III) (1).

Le zygosphène n'est donc pas du tout caractéristique des serpentiformes (Camp, 1923). Mais contrairement à l'opinion de ce dernier auteur, il ne disparaît pas chez les Sauriens à membres régressés appartenant à des familles où sa présence est la règle (*Chamaesaura*, chez les Cordylidés ; *Bachia* chez les Teiidés).

Chez les Serpents, les facettes zygosphéniennes sont toujours séparées des facettes prézygapophysaires par un espace non articulaire et la lèvre supéro-antérieure du tenon est rectiligne ou sinueuse, jamais profondément échancrée comme chez les Sauriens.

L'arc neural contient aussi du tissu spongieux, en particulier dans les bases

(1) Nous montrerons, dans des publications ultérieures, qu'il faut parler d'un système fonctionnel zygosphéno-zygapophysaire.

Source : MNHN, Paris

et dans le toit. Des trous s'ouvrent parfois dans les piliers ou bien dans le toit (foramens zygantraux, parazygantraux ou parazygosphéniens, ces derniers étant propres au genre *Acrochordus*, HOFFSTETTER et GAYNARD, 1964).

c) L'HYPOCENTRUM.

Comme nous l'avons vu, cette pièce tend à se réduire et disparaître chez les Squamates procèles. Le premier hypocentrum constitue la moitié ventrale de l'anneau atlantaire ; il disparaît chez quelques serpentiformes souterrains : Dibamidés parmi les Sauriens, quelques Amphisbénidés (*Anops, Amphisbaena, Rhineura, Ancylocranium*, fig. 13), Uropeltidés chez les Ophidiens (HOFFSTETTER, 1939). Cet hypocentre atlantaire porte généralement un petit saillant ventral, la première hypapophyse. Le deuxième hypocentre, allongé ventralement

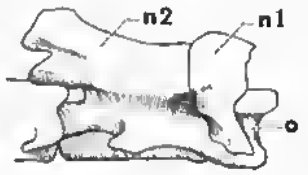


Fig. 13. — Complexe atlas-axis d'*Ancylocranium* (Amphisbéniens) (collection Curt GANS). Vue latérale droite.
n1, arc neural de l'atlas ; n2, arc neural de l'axis ; o, apophyse odontoïde.

en une hypapophyse, s'insère en coin entre l'apophyse odontoïde (premier centrum) et le centrum de l'axis. La suture n'est pas toujours visible à cet endroit. Le troisième hypocentre se fixe généralement sous le condyle de l'axis (type B, GASC, 1961). Les hypapophyses diminuent régulièrement de taille vers l'arrière et ne dépassent pas la sixième vertèbre chez les Sauriens tétrapodes. Elles disparaissent à des niveaux très variés chez les Squamates serpentiformes : au même niveau que la majorité des Tétrapodes (cinquième chez *Ophisaurus, Typhlops*) ou bien plus en arrière (dixième vertèbre chez *Anniella, Feylinia*, soixante treizième vertèbre chez *Constrictor*). Chez les Sauriens, la face ventrale du centrum est souvent lisse en arrière de la zone à hypapophyses. Ce n'est pas le cas chez les Ophidiens (à l'exception des Typhlopidés, Leptotyphlopidés et Uropeltidés) où subsiste une carène hémale plus ou moins nette. Enfin, dans un certain nombre de familles de Serpents (1) les hypapophyses persistent tout le long du tronc (Planche II), ce qui permet d'observer leur transformation en hémapophyses au niveau du cloaque (CLIGNY, 1899 ; HOFFSTETTER, 1939). Toutefois l'étude biométrique (HOFFSTETTER, 1960, 1966) de ces formes révèle la présence d'une région antérieure à hypapophyses relativement plus longues, correspondant à la seule région où, chez les autres, les hypapophyses sont présentes. Le développement d'une apophyse aiguë, dirigée ventralement, à partir du bord inférieur de la synapophyse (région parapophysaire) est corrélatif chez les Serpents de la présence de l'hypapophyse (HOFFSTETTER, 1939). En effet, des faisceaux musculaires dérivés du m. *subvertebralis* unissent les hypapophyses à ces processus parapophysaires (= m. *transversohypapophyseus* de MOSAUER).

Dans la région caudale, l'hypocentre apparaît sous la forme d'éminences paires s'insérant typiquement entre deux vertèbres, mais se fixant au centrum précédent chez les Anguidés, les Amphisbéniens et les Ophidiens ; ces hémapophyses encadrent l'artère caudale. Chez les Sauriens tétrapodes, les hémapophyses apparaissent le plus souvent en arrière de la région cloacale. Au moins une vertèbre caudale est alors dépourvue d'hypocentre (vertèbre pygale). Il n'en est plus de même pour certains Sauriens apodes (Anguidés) où les premières hémapophyses, non encore unies distalement en un os chevron, apparaissent sur la deuxième vertèbre cloacale (portant des apophyses bifurquées pour les cœurs lymphatiques postérieurs), celle-ci représentant vraisemblablement la deuxième sacrée (GASC, 1965). Chez les Amphisbéniens, cette tendance

(1) Boïyerinés, Vipéridés, Acrochordidés, Natricinés, Elapidés, Hydrophiidés.

Source : MNHN, Paris

s'accentue, les hémapophyses débordent parfois vers l'avant dans le territoire pré-cloacal (*Tomuropeltis*). La situation est différente chez les Serpents à hémapophyses persistantes, où il n'y a donc pas de vertèbres pygales. Il n'est pas rare alors d'observer des hémapophyses dans la région pré-cloacale postérieure. Dans les autres formes on observe parfois la réapparition de petites hypapophyses pré-cloacales, vite dédoublées en hémapophyses. Chez les Boïdés, les hémapophyses apparaissent généralement assez loin en arrière de la région cloacale (Gasc, 1966). A partir de la deuxième paire, les hémapophyses des Sauriens serpentiformes sont le plus souvent unies ventralement en un os chevron plus ou moins long. Chez *Tomuropeltis* (Amphisbénidés) et chez les Ophidiens ce n'est jamais le cas. Les hémapophyses prennent alors l'aspect de lames parallèles dont la succession forme un couloir plutôt qu'un tunnel hémal. Chez les formes à queue comprimée latéralement (Hydrophiidés), les hémapophyses sont longues. Chez les Acrochordidés, elles sont portées par un pédicelle médian (Hoffstetter et Gaynard, 1964).

L'autotomie caudale

Dans la queue, les vertèbres de Sauriens montrent souvent une fissure autotomique transversale. Cette fissure, au trajet sinueux, n'apparaît pas sur la première vertèbre caudale, mais généralement débute de la 4e à la 10e, suivant les genres. Elle subsiste dans les formes apodes des familles suivantes : Pygopodidés (5e chez *Lialis*, 6e chez *Pygopus*, 8e chez *Aprasia*), Scincidés (5e ou 6e y compris les formes à queue courte, 4e chez *Feylinia*), Cordylidés (5e à 7e), Anguidés ; chez *Anguis* et *Ophisaurus*, on assiste à un recul de la première fissure (17e chez *Anguis*, 21e chez *Ophisaurus harti* et *O. ventralis*) et même, chez *O. apodus*, à la consolidation de toutes les vertèbres ; chez ces animaux serpentiformes, dont la queue représente une part importante de la longueur totale (*Anguis* 50 %, *Ophisaurus* 65 %), cette tendance correspondrait à la conservation d'un minimum de longueur ondulante. Cependant chez *Bachia* (Téiidé), où la queue représente 50 % de la longueur totale, la première fissure apparaît normalement sur la 5e vertèbre caudale. Il ne faut pas oublier toutefois que

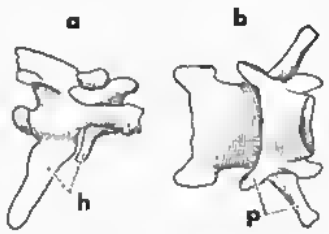


Fig. 14. — Vertèbre autotomique d'*Anops* (Amphisbéniens) : 6e caudale (collection Carl Gans).
a, vue latérale droite ; b, vue dorsale.
h., hémapophyse dédoublée par la fissure d'autotomie ; p., pleurapophyse dédoublée.

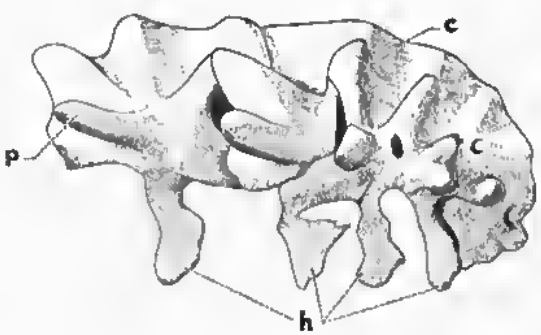


Fig. 15. — Extrémité caudale d'*Amphisbaena* (Amphisbéniens), vue latérale gauche.
c., crête dorsale ; h., derniers os chevrons ; p., pleurapophyse caudale.

Source : MNHN, Paris

l'autotomie est un phénomène physiologique d'ordre réflexe : la présence d'une fissure ne permet pas de préjuger de la fragilité réelle, la fragabilité si l'on veut, de la queue sur l'animal vivant.

Chez les Amphisbéniens, où la queue est très courte, l'autotomie persiste mais tend fortement à s'estomper, se limitant au niveau d'une ou deux vertèbres (Alexander et Gans, 1965 ; Alexander, 1965). Le septum partage la vertèbre en deux moitiés inégales, chacune possédant un « processus transverse » (pleurapophyse divisée dans le sens de la longueur ?), c'est-à-dire comme chez les Sauriens du type 3 d'Etheridge (1960) (fig. 14). Les dernières vertèbres sont ankylosées, formant une sorte de pièce rigide, symétrique de la tête (1) (fig. 15).

Les Ophidiens ne montrent jamais de septum d'autotomie dans leurs vertèbres caudales.

2. Les côtes

Proximalement la côte des Squamates montre une forte tendance à la réunion du tuberculum au capitulum. Elle s'articule donc le plus souvent sur une facette ellipsoïdale ou même hémisphérique résultant de la fusion entre diapophyse et parapophyse (= synapophyse Remane, 1936) (Planche II C). Leur mobilité propre s'accroît chez les formes apodes où la paroi du corps vient non seulement en contact avec le substrat, mais prend appui sur lui. Leur rôle purement respiratoire chez les Sauriens tétrapodes se complique d'un rôle statique de résistance aux pressions extérieures, voire même d'un rôle locomoteur actif. Leur portion proximale est donc généralement robuste et tend à montrer des processus particuliers (= processus tuberculiformes), inconnu, des formes à membres développés, sur lesquels s'attachent des faisceaux musculaires spécialisés (Gasc, 1967).

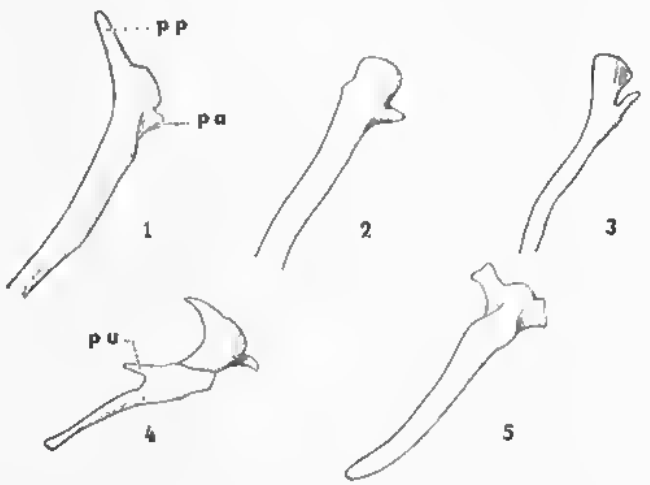


Fig. 10. — Les différents types de processus costaux. Vue latérale droite. 1. *Diplometopon zarudnyi* (Amphisbéniens) ; 2. *Rhineura floridana* (Amphisbéniens) ; 3. *Pygopus lepidopus* (Pygopodidés) ; 4. *Ancylocranium* (Amphisbéniens) ; *Monopeltis guentheri* (Amphisbéniens). p. a., processus tuberculiforme antéro-ventral ; p. p., processus tuberculiforme postéro-dorsal ; p. u., processus uniforme.

Dans la plupart des cas (*Ophisaurus*, *Anguis*, *Anniella*, *Dibamus*, *Acontias* africain, *Typhlosaurus*), le processus tuberculiforme est postéro-dorsal, s'élevant directement à partir du bord articulaire. En outre, un pincement antéro-ventral est souvent visible (*Ophisaurus*) et il est remplacé dans certains cas par un véritable processus. Les côtes des Pygopodidés et de *Rhineura* (Amphisbénidés, Zangerl, 1945) ne possèdent que ce dernier.

(1) Signalons ici que l'observation de *Monopeltis* vivant ne nous a pas permis d'attribuer à cette extrémité un rôle actif dans le fouissage.

Source : MNHN, Paris

Toutefois, chez certaines formes atteignant un degré de réduction des membres très prononcé (espèces apodes de *Sceloporus, Acontias holomelas, Feylinia*), il n'y a pas de processus particuliers. Chez les Serpents le processus postéro-dorsal est constant.

D'autre part, la différenciation d'un muscle élévateur des côtes (chez les Dibamidés, Amphisbéniens et Ophidiens) s'accompagne parfois, en raison de son insertion sur la face antéro-dorsale de la côte, de la formation d'une aire plus ou moins plane. La section de la côte n'est plus alors subcirculaire dans sa portion moyenne. L'aire d'insertion peut se prolonger dorsalement vers l'arrière par un processus unciforme conférant à la côte un aspect brisé (fig. 16).

Chez les Ophidiens, les côtes sont relativement robustes sur toute leur longueur ; elles se terminent souvent par un petit pilon. En effet, un faisceau musculaire costo-cutané (m. costocutané inférieur) s'attache à leur portion distale (Buffa, 1904), venant s'insérer sur la face interne du tégument ventral. Les côtes des Amphisbéniens sont robustes dans leur portion proximale, mais elles se réduisent parfois distalement à une base souple (*Monopeltis*). Ces lames recourbées gagnent la ligne médio-ventrale, surtout dans la région antérieure du tronc et, chez *Monopeltis*, il y a recouvrement d'un côté par l'autre (observation personnelle sur un animal dépouillé après décapitation).

Chez les Lacertiliens, la paroi « thoracique » est relativement libre vis-à-vis du tégument (le muscle oblique externe superficiel n'a pas d'insertion cutanée). Les côtes sont généralement frêles, mais, chez les Anguidés apodes, elles ne sont pas loin de ressembler à des côtes de Serpents (ex. : *Ophisaurus*).

Dans la région précédant immédiatement le sacrum (ou le cloaque), les côtes sont parfois ankylosées, définissant ainsi une sous-région lombaire. Chez les Anguidés cette disposition est générale pour les formes apodes (sur certains individus une côte est libre d'un côté, soudée de l'autre) ; chez les Dibamidés, il peut y avoir jusqu'à deux vertèbres lombaires. Ni les Scincidés apodes, ni les Amphisbéniens, ni les Ophidiens ne montrent une telle tendance.

Les Reptiles possèdent fondamentalement deux vertèbres sacrées. L'ilion est soutenu par les extrémités de côtes soudées précocement (El Toubi, 1947, 1950 ; Kamel, 1951, 1962) avec une prépondérance de la première paire. Au cours de la régression des membres il y a, dans le cas le plus général (1), substi-

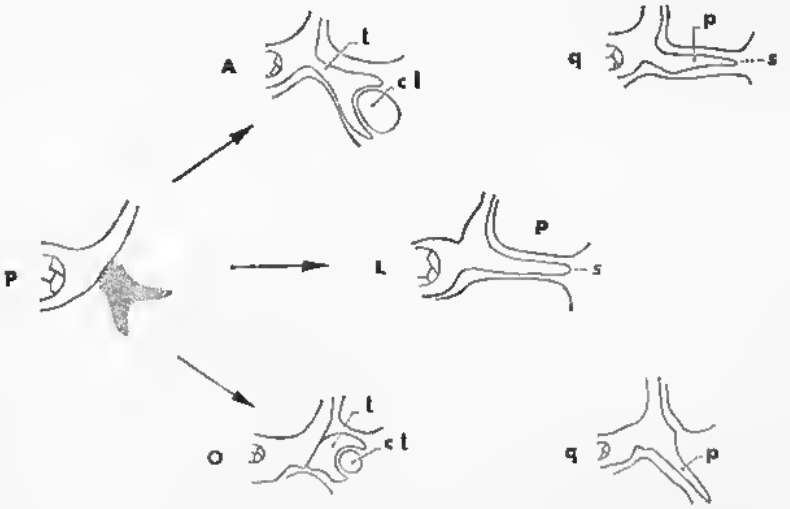


Fig. 17. — Passage de la région cloacale à la région caudale, modalités différentes chez les Sauriens et les Ophidiens (d'après les microphotographies et le texte d'Emelianov). De gauche à droite : P, stade prochondral ; A, première vertèbre cloacale chez un Anguidé apode ; O, première vertèbre cloacale chez un Ophidien ; L, vertèbre caudale antérieure chez un Lacertidé.

c. l., cœur lymphatique ; l., lymphapophyse ; p., pleurapophyse caudale ; q., vertèbre caudale ; s., septum horizontal.

(1) Chez les espèces africaines du genre *Acontias* (Scincidés), l'ilion vestigial est relié par un ligament à la dernière côte libre, il n'y a donc ni sacrum, ni paralhorax.

Source : MNHN, Paris

tution progressive de la fonction portante des vertèbres sacrées par une fonction protectrice des cœurs lymphatiques postérieurs (Severtsov, 1931). Les côtes sacrées deviennent des lymphapophyses (Cligny, 1899). La région sacrée paraît ainsi se dissoudre, la ceinture est en rapport avec une vertèbre seulement, puis se libère totalement chez les Amphisbéniens et les Ophidiens. Une nouvelle région se constitue : la région cloacale. On appelle parathorax (= Nebenthorax, Weber, 1835) l'ensemble des côtes logeant les cœurs lymphatiques grâce à leur bifurcation distale en une branche dorsale et une branche ventrale. La branche dorsale représente un processus transversal de la côte (Emelianov, fig. 17). Il disparaît en arrière de la région cloacale des Serpents (fig. 18), et le septum horizontal n'est plus clairement visible, alors que chez les Lézards, il semble au contraire que ce soit la portion distale de la côte (branche ventrale) qui s'efface progressivement, et les côtes soudées caudales (pleurapophyses caudales) s'étendent alors dans le septum horizontal.

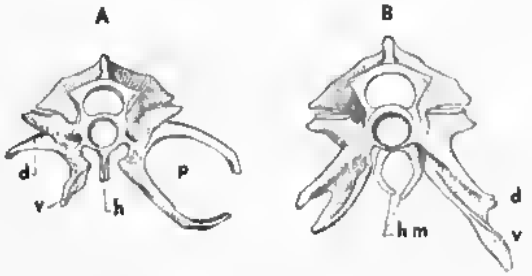


Fig. 18. — Passage de la région cloacale à la région caudale chez *Naja* (Elapidés). A, vertèbre cloacale antérieure ; B, dernière vertèbre cloacale. La dissymétrie est un caractère individuel ; elle nous permet ici d'obtenir quatre stades sur deux vertèbres.
d., branche dorsale de la lymphapophyse ; h., hypapophyse ; hm., hémapophyses ; p., espace parathoracique (loge du cœur lymphatique postérieur) ; v., branche ventrale de la lymphapophyse.

Ces pleurapophyses se réduisent peu à peu vers l'extrémité de la queue. Chez les Sauriens serpentiformes, la position du septum d'aulotomie par rapport aux pleurapophyses caudales permet de distinguer plusieurs cas s'inscrivant dans les types définis par Etheridge (1960) : septum en arrière des pleurapophyses chez *Chamaesaura* (Cordylidés), les Pygopodidés, *Ophiodes* (Anguidés), type 4 ; septum partageant les pleurapophyses dans leur longueur chez *Anguis* (Anguidés), type 3 ; septum passant en avant des pleurapophyses, chez *Bachia* (Téiidés), et les Scincidés (y compris *Feylinia*), type 2.

Le parasternum

Chez les Rhynchocéphales et dans quelques familles de Sauriens, les côtes post-sternales peuvent s'unir à leurs symétriques par leur extrémité distale, formant sur la ligne médio-ventrale des chevrons cartilagineux ouverts en direction caudale. La succession de ces chevrons constitue un appareil parasternal ou parasternum. La présence de segments cartilagineux libres à l'extrémité des côtes situées en arrière du parasternum permet d'attribuer la formation de chaque chevron à la fusion de ces segments distaux (sterno-costaux ?). L'appareil parasternal n'est pas homologue des chevrons d'origine dermique isolés dans la paroi abdominale de certains Reptiles (« côtes abdominales », gastralia, Camp, 1923 ; De Vos, 1938). Ces deux types de formation coexistent d'ailleurs chez *Sphenodon*. Nous préférons conserver le terme de parasternum, bien que créé par Gegenbaur pour désigner indifféremment les chevrons dermiques (gastralia) et les chevrons d'origine costale, la dénomination « inscriptional ribs » proposée par De Vos et reprise par Etheridge (1965) ne nous paraissant guère traduisible en français, à moins d'une périphrase, ni surtout susceptible d'écarter toute équivoque.

Le parasternum n'est caractéristique d'aucun mode de vie (présent chez les apodes comme chez les arboricoles). Il est par contre caractéristique de cer-

Source : MNHN, Paris

tains groupes systématiques : dans l'ensemble des Squamates serpentiformes il existe seulement chez les Scincomorphes et les Dibamidés (1). Son extension est alors fonction du degré d'élongation du corps (CAMP, 1923), le nombre de chevrons atteignant un maximum de 32 chez les Scincidés (*Typhlosaurus vermis*, 107 vertèbres présacrées), et de 61 chez les Dibamidés (*Dibamus novaeguineae*, 112 à 115 vertèbres présacrées). Le premier chevron parasternal peut, dans certains cas, être homologué au vestige du sternum : lorsqu'il est réuni aux scapulocoracoïdes (*Feylinia*, CAMP 1923 ; *Dibamus*, GASC 1966). Lorsqu'il n'existe plus de lien ventral entre les vestiges appendiculaires, la disparition du sternum vrai peut être considérée comme certaine, et on observe alors un certain hiatus entre le niveau des scapulo-coracoïdes et celui du premier chevron parasternal ; chez *Acontias meleagris* (Scincidés) le vestige scapulaire est situé en avant de l'extrémité de la deuxième côte, portée par la cinquième vertèbre, tandis que le premier chevron parasternal est formé par la sixième paire de côtes, portée par la neuvième vertèbre. Chez *Typhlosaurus vermis* toute trace de ceinture pectorale a disparu (fait rare chez les Sauriens) et le premier chevron parasternal est formé par la paire de côtes portée par la dix-huitième vertèbre. La position du premier chevron parasternal ne constitue donc pas un critère dans la définition d'une limite cervico-troncale.

Les Anguimorphes apodes, les Pygopodidés, les Amphisbéniens et les Ophidiens sont toujours dépourvus de chevrons parasternaux.

ORGANISATION GENERALE DE LA MUSCULATURE AXIALE DES SQUAMATES

Dans le tronc, à aucun moment du développement, le septum horizontal n'est visible, alors qu'il subsiste encore chez l'adulte dans la queue (*vide supra*). La division en muscles épisomatiques et muscles hyposomatiques peut donc se fonder seulement sur la topographie comparée du tronc et de la queue, et sur l'Anatomie comparée du tronc chez les Urodèles et les Squamates. Le critère neurologique paraît à première vue satisfaisant (VALLOIS, 1922). En effet, chaque nerf rachidien se divise dès sa sortie en une branche ventrale et une branche dorsale, celle-ci donnant à son tour un rameau latéral. Le territoire hyposomatique est innervé par la branche ventrale, le territoire épisomatique par la branche dorsale (fig. 8). Dans la réalité, il subsiste parfois une certaine ambiguité due à la présence de branches latérales gagnant des muscles dérivés de l'oblique du tronc (*mm. serratoidei*, SMIRNOVSKY, 1930, chez *Varanus*).

1. La musculature épisomatique

Cette fraction de la musculature axiale prend beaucoup d'importance chez les Squamates serpentiformes ; son plan général d'organisation est très uniforme dans l'ensemble des Reptiles. En tant qu'ensemble moteur essentiel du squelette vertébral, elle reflète avec une particulière netteté le saut réalisé entre les Amphibiens et les Reptiles dans le sens d'une adaptation à la vie terrestre.

Dans la plupart des cas on peut aisément distinguer trois cordons longitudinaux enfermés chacun dans un « tunnel » aponévrotique et reposant sur les reliefs du système vertébro-costal : médialement, le cordon du transversaire épineux, compris entre les apophyses épineuses et la ligne des zygapophyses (indiquée sur les flancs de la vertèbre par une crête latérale), puis le cordon du long dorsal, situé juste entre les zygapophyses et la ligne des articulations costales ; enfin le cordon de l'ilio-costal, s'étendant sur la région proximale des côtes. Cependant chacun de ces cordons ne doit pas être considéré comme un ensemble musculaire indépendant de ses voisins. En effet, si l'étude embryologique nous montre assez précocement cette division en trois cordons (EMELIANOV), par contre la dissection révèle que, dans de nombreux cas, les cloisons

(1) Plusieurs raisons permettent cependant d'écarter les Dibamidés du groupe Scincomorphe (UNDERWOOD 1957 ; GASC 1967).

Source : MNHN, Paris

mitoyennes sont formées par des tendons intermédiaires entre les parties charnues de chaque cordon. Primitivement constituée de fibres musculaires courtes unissant les myoseptes, puis les vertèbres voisines, ces cordons se seraient différenciés par suppression des cloisons myoseptales, ou bien encore par rupture de ces cloisons, déjà très compliquées chez les Poissons ; les fragments en étant représentés par des portions tendineuses à l'intérieur des systèmes musculaires épisomatiques ou entre eux. VALLOIS (1922) avait proposé une homologie entre les trois parties de la fraction épisomatique des myomères chez les Poissons et les trois cordons musculaires des Reptiles, supposant une rupture du myosepte (fig. 19). Il nous semble possible de pousser encore plus avant en

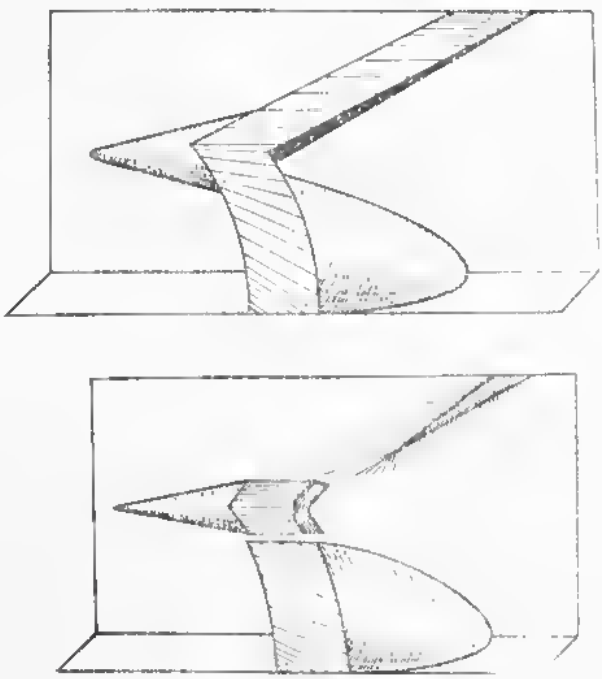


Fig. 19. — Homologie entre les trois segments épisomatiques du myotome des Poissons et les trois cordons épisomatiques de la musculature des Reptiles (d'après VALLOIS).

imaginant une continuation du processus de plissement, tel que l'espace couvert par les fibres musculaires dépasse de plus en plus les limites segmentaires primitives. Le passage d'une segmentation transversale à une segmentation longitudinale n'est donc qu'une apparence, et le diagramme que nous obtenons par la dissection (ex. : *Pygopus*, fig. 20 A) révèle la répétition d'un motif qu'on doit considérer comme le résultat de la transformation d'un seul myomère. Toutefois, nous rencontrerons plus loin quelques difficultés se dressant à l'encontre de cette interprétation, en particulier au niveau le plus latéral (ilio-costal).

Le degré maximum de complexité est atteint par les Squamates serpentiformes, et en particulier les Ophidiens. Nous traiterons ici du cas le plus général, en dégageant simplement les modifications majeures introduites chez les apodes.

a) Système du transversaire épineux

Ce système constitue le cordon médial de la musculature épisomatique ; il est toujours assez clairement visible, courant dans la gouttière vertébrale comprise entre les neurépines et la ligne des zygapophyses (fig. 8). Il reçoit son innervation par le rameau médial (ou interne) de la branche dorsale de chaque nerf rachidien.

Source : MNHN, Paris

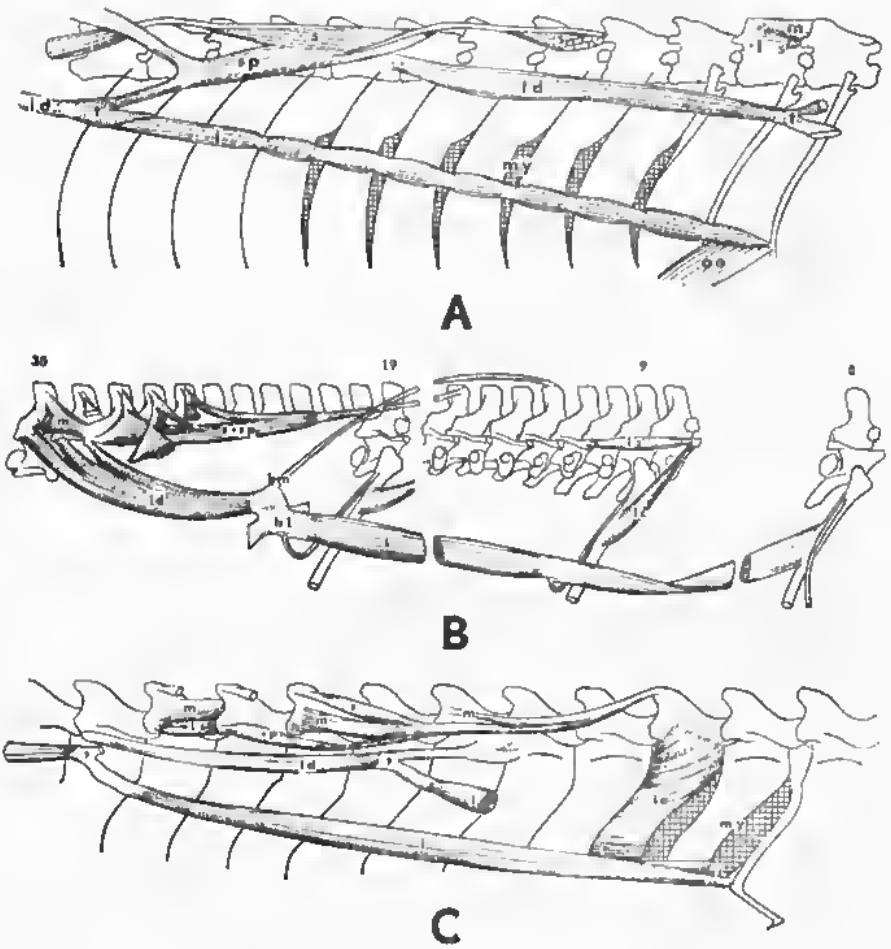


Fig. 20. — Représentation schématique de la musculature axiale des Squamates serpentiformes. A, *Pygopus* ; B, *Constrictor* ; C, *Feylinia*.

b. l., branche latérale du tendon cranial d'un faisceau du long dorsal ; b. m., branche médiale du même tendon ; l., faisceau de l'ilio-costal ; l. c., intercostal externe ; i. s., inter-articulaire supérieur ; l. e., élévateur de la côte ; l. d., faisceau du long dorsal ; m., multifide ; my., myosepte ; o. e., faisceau de l'oblique externe ; s., faisceau de l'épineux ; sp., faisceau du demi-épineux ; t., tendon cranial d'un faisceau du long dorsal.

Le cordon transversal comprend trois couches principales superposées :

— une couche profonde de fibres courtes, s'étendant rarement sur plusieurs espaces vertébraux et dans laquelle se différencient : des faisceaux interneuraux (*m. interarcualis*) unissant les neurépines, directement recouverts par des faisceaux (m. *multifidus*) qui naissent cranialement sur le bord postérieur d'un toit neural et gagnent vers l'arrière les toits neuraux suivants, et des faisceaux plus ventraux (m. *interarticularis superior*) naissant le plus souvent par une origine tendineuse sur le bord postérieur d'une postzygapophyse et s'épanouissant sur le toit neural, latéralement au multifide ;

— une couche moyenne (m. *spinalis* de Nishi, spino-articulaire de Vallois) formée par la succession de faisceaux charnus, nés par un tendon sur une neurépine franchissant vers l'arrière et en dedans au moins deux espaces intervertébraux et s'insérant par des fibres charnues sur le bord postérieur d'un toit neural ;

— une couche superficielle (*m. semispinalis* Nishi, articulo-spinal Vallois) dont les faisceaux décrivent un trajet inverse des précédents, naissant par des fibres charnues sur le bord de l'aile postzygapophysaire : ils franchissent vers

Source : MNHN, Paris

l'avant et en dedans plusieurs espaces intervertébraux et s'insèrent par un tendon qui apparaît à la surface du cordon musculaire, gagne la ligne médiane et s'attache au sommet d'une neurépine.

Chez les serpentiformes on observe une tendance à l'allongement des faisceaux, en particulier des couches moyenne (épineux), et encore plus super-

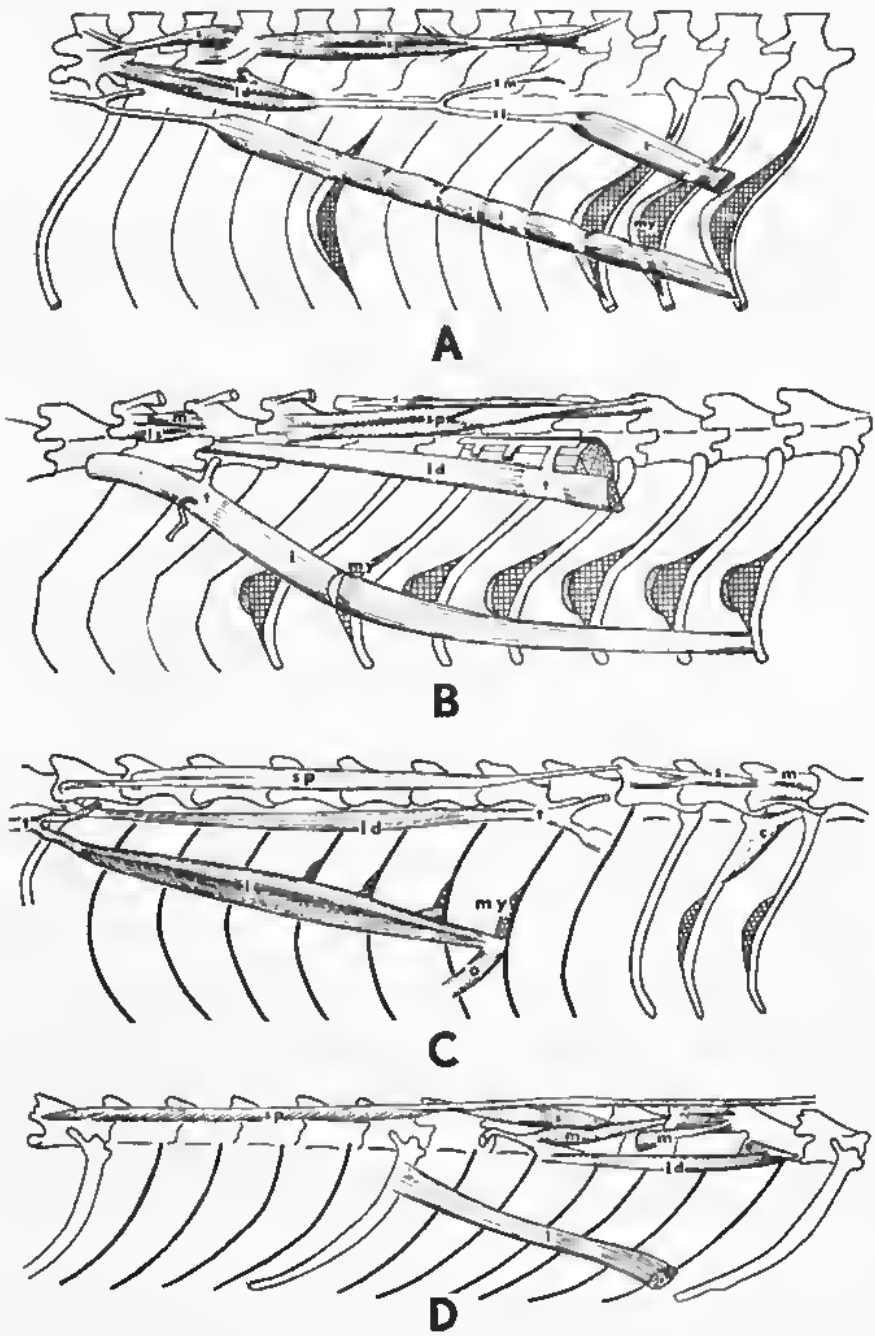


Fig. 21. — Représentation schématique de la musculature axiale des Squamates serpentiformes. A, *Ophisaurus* ; B, *Chalcides* ; C, *Acontias* ; D, *Amphisbaena*.

i., faisceau de l'ilio-costal ; l. s., interarticulaire supérieur ; l. d., faisceau du long dorsal ; m., multifide ; my., myosepte ; o., faisceau de l'oblique externe ; s., faisceau de l'épineux ; sp., faisceau du semi-épineux ; t., tendon crânial d'un faisceau du long dorsal ; t. l., t. m., branches latérale et médiale de ce tendon.

Source : MNHN, Paris

ficielle (demi-épineux), tandis que les faisceaux profonds sont généralement très bien différenciés. L'allongement est maximum chez les Amphisbéniens (épineux = trois espaces ; demi-épineux = douze espaces) et les Ophidiens (plus de dix espaces en tout). A cette tendance se superposent un certain nombre de fusions possibles entre couches voisines : une partie ou la totalité du multifide se joint à l'ensemble épineux-demi-épineux chez *Feylinia* et chez les Boïdés, ou bien l'épineux seul se joint au multifide allongé (*Amphisbaena*). Les faisceaux épineux et demi-épineux sont souvent confondus dans leur portion craniale ; ils s'insèrent alors par un tendon commun sur une neurépine (fig. 20 : *Pygopus*, *Constrictor*, *Feylinia*).

Nous trouvons alors, chez les Boïdés comme chez *Feylinia* par exemple, une origine commune aux muscles multifide, épineux et semi-épineux et les forces exercées par ces faisceaux sont transmises vers l'avant en un seul point [1]. Cette disposition, considérée comme primitive parmi les Ophidiens (Auffenberg, 1962) apparaît pourtant comme une spécialisation d'un type Squamate banal où les trois couches sont indépendantes, et où épineux et demi-épineux se croisent (disposition conservée chez *Chalcides*, *Acontias*, *Anguis*, *Ophisaurus*, *Amphisbaena*) (fig. 21).

b) Système du long dorsal.

Chaque faisceau s'élend typiquement d'un joint zygapophysaire (généralement plutôt du côté de la prézygapophyse) vers l'avant jusqu'à la surface latérale du système, où il s'épanouit sous la forme d'un tendon bifurqué en forme de V couché. Son importance fonctionnelle est certainement considérable, car c'est le seul muscle inissant directement un point profond d'insertion vertébrale à un plan très superficiel et très latéral. La branche médiale du tendon cranial bifurqué gagne en effet, obliquement du dehors en dedans et de bas en haut, la cloison séparant le système du long dorsal du système transversaire épineux (fig. 22).

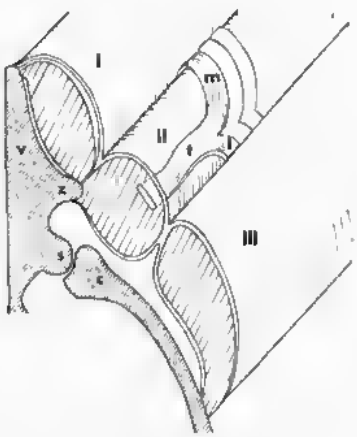


Fig. 22. — Rapports des trois cordons musculaires de l'épisome établis par le tendon cranial du long dorsal. Diagramme vu par sa face postérieure. I. transversaire épineux ; II. long dorsal ; III. Ilio-costal.

c., côte ; l., branche latérale du tendon ; m., branche médiale du tendon ; s., synapophyse ; t., tendon cranial d'un faisceau du long dorsal ; v., vertèbre ; z., aile zygapophysaire.

Dans certains cas (ex. : *Pygopus*, fig. 20 A, les Ophidiens) cette branche médiale se bifurque elle-même, donnant naissance à une nappe qui se perd dans l'aponévrose superficielle du transversaire épineux en direction de la ligne épineuse.

(1) Résultat inverse de celui obtenu chez les Mammifères par la constitution de l'*erector spinae*.

Source : MNHN, Paris

La branche latérale gagne, obliquement de haut en bas et vers l'avant, le bord médial du système de l'ilio-costal. Elle forme alors par son extrémité l'origine d'un faisceau de ce dernier muscle.

Le système du long dorsal tend ainsi à établir une liaison directe entre les deux systèmes extrêmes (transversaire épineux du côté médial, ilio-costal du côté latéral), sans contracter d'insertion osseuse. Nous ne considérons pas cette tendance générale comme une spécialisation propre aux Serpents, contrairement à l'opinion de MOSAUER (1935) et AUFFENBERG (1962), mais comme l'utilisation et le perfectionnement d'une disposition musculo-tendineuse primitive, où les fibres charnues métamériques étaient tendues entre des cloisons myoseptales.

TABLEAU

	Nvp	S	Sp	LD	IC
Ophisaurus apodus	51-59	3	6	8	3 + 7 × 1
Anguis fragilis	62-68	2	5	7	2 + 7 × 1
Anniella nigra	71	2	et ——→ 5	9	8
Mabuia quinquetaeniata (1)	25	3	5	3	6
Bachia intermedia	47	— 3 —		7	9
Chalcides lineatus	60	1	5	5	3 + 5
Acontias meleagris	75	2	7	8	7
Feylinia currori	72-75	2	6	5	9
Typhlosaurus vermis	107			6	3
Pygopus lepidopus	74	5	5	5	3 + 7 × 1
Dibamus novaeguinae	112-115	3	7	5	3
Amphisbaena alba	117	3	12	4	3
Typhlops punctatus	183	— 11 —		10	3 + 7
Constrictor constrictor	252	— 13 —		11	10 + 9

Nvp, nombre de vertèbres présacrées ou préetoracales ; S, nombre d'espaces intervertébraux franchis par chaque faisceau de l'épineux (la vertèbre origine étant donc comptée 0) ; Sp, nombre d'espaces intervertébraux franchis par chaque faisceau du demi-épineux ; LD, nombre d'espaces intervertébraux franchis par chaque faisceau du long dorsal ; IC, nombre d'espaces intervertébraux franchis par chaque faisceau de l'ilio-costal (en tenant compte des interruptions myoseptales ou tendineuses).

Nous avons groupé les animaux suivant un ordre systématique car le mode d'adaptation n'est pas le même dans les divers grands groupes (GASC, 1966). Par contre au sein de chaque groupe l'ordre tient compte du degré d'élongation du tronc.

Les faisceaux successifs du long dorsal sont superposés, se recouvrant d'arrière en avant ; entre les deux branches tendineuses de chaque extrémité craniale apparaît le faisceau précédent. La surface du long dorsal présente ainsi une succession segmentaire de fourches tendineuses qui rappelle la répétition des myoseptes chez les Amphibiens et les Poissons.

Les modifications introduites chez les serpentiformes interviennent principalement dans la longueur totale du faisceau élémentaire, ainsi que dans la longueur relative de la partie charnue et du tendon bifurqué cranial (il est le plus long chez les Anguidés apodes) (v. tableau).

Chez les fouisseurs-foreurs (2) (Amphisbéniens, Typhlopidés), les faisceaux

(1) Ce Lézard est parfaitement tétrapode, mais il ensemble ses membres pour s'enfouir dans le sable au moyen d'ondulations latérales (Poisson du sable).

(2) Nous appelons ainsi les Squamates capables de creuser des galeries dans un sol modérément compact, galeries dont les parois sont suffisamment résistantes pour être utilisées plusieurs fois. Au cours du forage chaque point de l'animal passe alternativement par une phase d'arrêt (appui) et une phase de progression ; nous les distinguons ainsi des fouisseurs ondulants (ex : *Feylinia* GASC 1965 et confirmation cinématographique).

Source : MNHN, Paris

du long dorsal tendent à se disposer longitudinalement, les fibres s'écartant peu de la ligne costo-arliculaire ; chez *Typhlops*, chaque faisceau s'enroule en hélice autour du précédent et gagne vers l'avant une insertion sur l'arc neural ; chez *Amphisbaena* le faisceau élémentaire réunit des tendons s'insérant sur les processus prézygapophysaires.

c) Système de l'ilio-costal.

Ce cordon est constitué de faisceaux élémentaires rubanés faisant suite à la branche latérale du long dorsal et franchissant généralement un grand nombre d'espaces intervertébraux en direction oblique de haut en bas et d'arrière en avant. Chacun s'insère sur la face dorsale d'une côte au niveau de la limite externe de la musculature épisomatique.

L'ilio-costal conserve souvent une disposition métamérique, dans sa portion latérale, c'est-à-dire que les fibres rencontrent au cours de leur trajet vers l'avant le bord supérieur de cloisons insérées le long des côtes. Vallois (1922) pensait pouvoir mettre en relation la disparition de ces interruptions myoseptales et la prédominance d'une locomotion par ondulation chez les formes à membres régressés. Or, cette corrélation n'existe pas. Chez les formes apodes, au moins fonctionnellement (*Pygopus*, *Anguis*, *Ophisaurus*), ces interruptions subsistent sur la plus grande partie de la longueur des faisceaux, tandis qu'elles disparaissent chez de nombreuses formes tétrapodes. Par contre, si nous prenons la longueur totale de chaque faisceau comme terme de comparaison, les

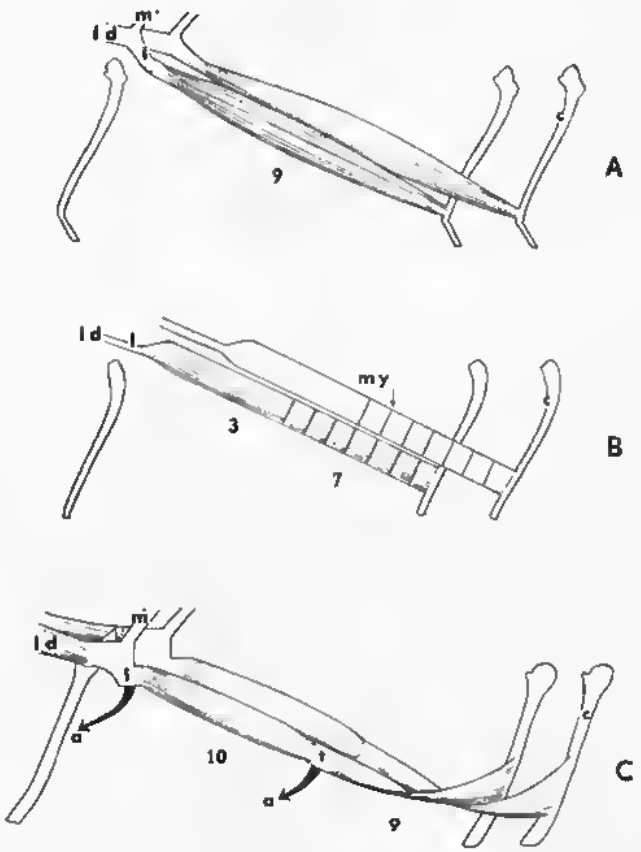


Fig. 23. — Trois types d'ilio-costal chez les Squamates serpentiformes. Vue latérale droite. A, *Feylinia* ; B, *Ophisaurus*, *Pygopus* ; C, *Constrictor*.

a., attache costale ; c., côte ; l., branche latérale de l. d. ; l. d., extrémité crâniale tendineuse d'un faisceau du long dorsal ; m., branche médiale de l. d. ; my., interruptions myoseptales ; t., tendon intermédiaire. Les chiffres indiquent le nombre des espaces intercostaux franchis par chaque portion des faisceaux.

Source : MNHN, Paris

formes apodes l'emportent sur les tétrapodes et, parmi les apodes, la longueur est maximum lorsque des interruptions myoseptales subsistent (*Pygopus* et *Oplisaurus* 3 + 7 × 1 = 10 ; *Anguis* 2 + 7 × 1 = 9). Chez les Scincidés, où la régression des ceintures est encore plus poussée et l'allongement du tronc considérable (*Acontias meleagris*, *Feylinia*), il y a effectivement disparition des myoseptes, mais la longueur des faisceaux ne dépasse pas respectivement 7 et 9 espaces intercostaux, alors qu'elle est de 3 + 5 = 8 chez *Chalcides* où subsiste une interruption. Par conséquent, la présence de ces interruptions semble obéir à plusieurs facteurs. Il n'est pas impossible qu'elle ait une valeur systématique, les Scincidés par exemple montrant une tendance à l'effacement. Mais surtout, ce sont probablement des exigences propres à l'organisation générale de la musculature axiale en rapport avec son fonctionnement qui expliquent le maintien de ces cloisons chez des serpentiformes. Leur absence peut signifier, soit une déhiscence du cordon latéral par rapport à une puissante musculature intercostale externe sous-jacente (*Feylinia*), soit un faible développement de la couche intercostale externe dans la portion latérale. Chez *Chalcides*, cette dernière est bien fournie dans la portion moyenne, d'où une rencontre de l'ilio-costal avec les cloisons seulement à ce niveau. Enfin, les faisceaux successifs étant, chez les Sauriens, simplement juxtaposés, l'absence de cloison limite leur élongation. En effet, la contraction de fibres musculaires tendues entre deux points séparés par un grand nombre d'articulations vertébrales, tend à créer un décollement de leur portion moyenne (*corde d'un arc*) ; l'action serait brulale et en même temps contrariée par le tégument inextensible. Au contraire, les interruptions, dans la portion latérale, par des cloisons rattachées aux côtes décomposent la longueur contractile en segments, permettant une contraction plus nuancée à laquelle ne s'oppose pas le tégument.

Chez les Serpents les faisceaux sont toujours longs, mais leur mode de recouvrement assure le maintien général (fig. 23). Chaque ruban naît sur la branche latérale du tendon cranial d'un faisceau du long dorsal, franchit un grand nombre d'espaces intercostaux vers l'avant et l'extérieur, recouvrant le faisceau précédent ; puis les fibres sont interrompues par un court tendon (1) souvent rattaché à la côte qui lui fait vis-à-vis par une bride. De nouvelles fibres partent vers l'avant en décrivant une hélice, les plus dorsales plongeant ventralement de telle sorte que la face médiale du ruban devient latérale et se trouve recouverte par les faisceaux précédents.

Problème de l'origine de l'ilio-costal

Depuis Gegenbaur (1896) on a considéré l'iliocostal et le long dorsal comme portions d'un même tractus épisomalique latéral. Ils sont en effet innervés chacun par un nerf issu du rameau latéral de la branche dorsale des nerfs rachidiens (fig. 9) ; nous avons vu, d'autre part, comment les faisceaux de ces muscles sont en continuité chez les Squamates : la cloison qui les sépare apparemment est formée par la juxtaposition de tendons intermédiaires (la branche latérale des tendons terminaux du long dorsal constituant l'origine de l'iliocostal). Alors que Nishi (1919) adopte la classification de Gegenbaur, homologuant l'ensemble iliocostal-long dorsal au tractus latéral de la région caudale (fig. 24) le transversaire épineux se poursuivant sans interruption dans la queue par le tractus médial, pour Vallois (1922) l'ilio-costal représente à lui seul le tractus latéral, le long dorsal provenant d'une différenciation latérale du tractus médial.

Malgré la très grande diversité qui règne au sein de la classe des « Poissons », fragmentée d'ailleurs dans la systématique actuelle, on peut retenir la valeur générale d'une division de la fraction épisomatique en segments médial, intermédiaire et latéral (2). Vallois homologue l'ilio-costal des Amniotes au segment latéral des Poissons parce que l'orientation des fibres musculaires en est identique et que l'innervation s'effectue dans les deux cas par un rameau

(1) Pour cette raison on a parfois donné le nom de *retractor costae biceps* à ce muscle. Ce terme est doublement défectueux : il n'y a pas de raison de repousser l'homologie avec l'ilio-costal et, de toute façon, le muscle est digastrique et non bicipital.

(2) Cette division se retrouve chez *Latimeria chalumnae* (Anthony et Millot, 1958).

Source : MNHN, Paris

nerveux latéral. Mais chez les Poissons, ce rameau est issu de la branche ventrale du nerf rachidien, alors que l'iliocostal est innervé par une ramification de la branche dorsale. Une première contradiction s'élève ainsi dans la définition des critères distinctifs de l'épisome et de l'hyposome (innervation ventrale et position au-dessus du septum horizontal) ; dans la comparaison des Amniotes aux Poissons réside une seconde contradiction, puisque l'innervation des secteurs comparés n'est pas identique. VALLOIS justifie cette entorse à la classification générale qu'il adopte dès le début de son travail par le développement important de l'épisome des Poissons, nécessitant la mobilisation d'une fraction de l'innervation hyposomatique ; au contraire, chez les Tétrapodes, l'épisome se réduit considérablement. Son second argument n'est pas non plus exempt de

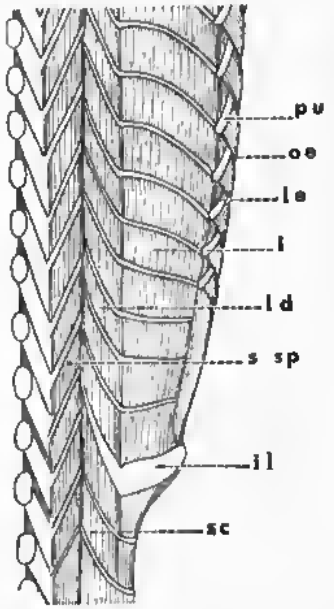


Fig. 24. — Musculature épisomatique dans la région postérieure du tronc chez *Sphenodon* (d'après NISHI).

i., ilio-costal ; i. e., intercostal externe ; il., ilion ; l. d., long dorsal ; o. e., oblique externe ; p. u., processus unciné ; s., muscle épineux ; s. c., masse supracaudale ; sp., muscle demi-épineux.

critique ; chez *Sphenodon* (Rhynchocéphales), forme plus primitive que les Squamates, où tout l'épisome est encore métamérisé en surface, le long dorsal est en continuité par ses fibres profondes avec le transversaire épineux, seule l'orientation des fibres permet de les distinguer ; la limite latérale entre long dorsal et ilio-costal est par contre bien tranchée. L'étroite continuité entre transversaire épineux et long dorsal n'est pourtant qu'apparente, car les deux muscles sont séparés par le nerf médial (interne) innervant la masse transversaire, le long dorsal étant innervé par sa face latérale à partir du même rameau nerveux que l'ilio-costal. La continuité ne peut expliquer une identité d'origine, sinon il faudrait homologuer les fibres profondes de l'ilio-costal aux fibres de l'intercostal externe sur lesquelles elles reposent souvent, bien que le nerf intercostal les en sépare.

Nous n'admettons donc pas l'interprétation de VALLOIS, car elle se heurte à trop de difficultés compromettant le fondement d'une classification qui a le mérite de s'accorder avec l'observation des Reptiles actuels. Cependant, le problème de l'origine de l'ilio-costal n'est pas à nos yeux complètement résolu par l'interprétation classique. La disparition du septum horizontal dans le tronc des Amniotes laisse en effet planer une grande incertitude quant à la limite épisome-hyposome. Pour EMELIANOV (1936), cette disparition a permis une interférence entre les deux masses musculaires ; sur ce territoire s'est constituée une portion moyenne, liée étroitement aux côtes dans l'exercice de la mécanique respiratoire de type thoracique, propre aux Amniotes. Rappelons que

Source : MNHN, Paris

Remane (1936) avait émis la même hypothèse pour expliquer la présence d'un segment intermédiaire (intercostal) dans la côte de nombreux Reptiles. Dans la queue, où les côtes sont soudées aux vertèbres et ne jouent qu'un rôle de soutien, le septum horizontal subsiste, et, par là même, une division claire entre épisome et hyposome.

Nous rencontrons alors une seconde divergence entre Vallois et Nishi : l'ilio-costal est-il homogène ou hétérogène ? Selon Nishi, chaque faisceau de l'ilio-costal, partagé ou non par des cloisons, représente un seul segment myomérique très allongé. En effet, chez le Varan, où l'ilio-costal est insegmenté, les faisceaux élémentaires sont innervés chacun par un seul nerf malgré leur extension plurisegmentaire.

Pour Vallois, les faisceaux allongés résulteraient au contraire de la fusion bout à bout de plusieurs myomères, grâce à la disparition des cloisons myoseptales, processus que révèlent à divers degrés les Sauriens serpentiformes. Mais il nous faut admettre une polyneurie, au moins primitive, de chaque faisceau et dans ce cas, l'innervation devrait se montrer fort complexe, puisqu'au niveau de chaque espace intercostal la branche nerveuse se diviserait en autant de rameaux qu'il y a de faisceaux, leur nombre dépendant de celui des espaces intercostaux franchis par chacun. Or nous n'avons jamais rencontré ce type d'innervation. Une observation de Nishi lui-même semble pourtant, et c'est bien un paradoxe, apporter une preuve de la théorie défendue par Vallois : chez le Python, chaque faisceau de l'iliocostal paraît diploneure. Effectivement, chez les Boïdés, les Vipéridés et Colubridés dont nous avons pu observer l'innervation, chaque portion des faisceaux élémentaires de l'itiocostal reçoit un

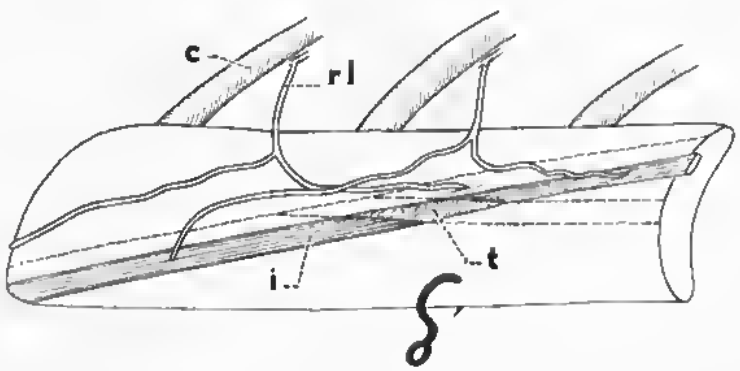


Fig. 25. — Innervation de l'iliocostal chez *Atheris*. Le cordon de l'iliocostal est érigné vers l'extérieur pour dégager sa face médiale. Vue latérale droite.
c., côte ; i., faisceau digastrique de l'ilio-costal ; r. l., rameau latéral de la branche rachidienne dorsale ; t., tendon intermédiaire.

rameau nerveux non loin du tendon qui les unit (tendon intermédiaire). Mais lorsqu'on pousse la dissection, ces deux rameaux nous conduisent parfois à un véritable plexus auquel participent, chez les Colubridés (*Coluber*, fig. 39), deux nerfs segmentaires ; de cette façon, chaque faisceau paraît innervé par deux nerfs, et inversement chaque nerf innerver deux faisceaux différents. Toutefois, chez les Vipéridés, où l'iliocostal est assez peu développé, la disposition est simple : chaque portion du faisceau iliocostal est innervée par un rameau provenant de la bifurcation d'un même nerf rachidien (*Atheris*, fig. 25).

2. Musculature hyposomatique

Depuis Maurer (1896, 1898) peu de travaux ont été consacrés à la systématisation de la musculature hypaxiale. En particulier, il n'existe pas d'ouvrages traitant de ce sujet suivant le point de vue adopté par Nishi et Vallois pour l'épisome, et encore moins d'études fonctionnelles (hormis celles de mécanique respiratoire chez les Mammifères). Episome et hyposome ont été étudiés séparément et chacun selon une démarche différente. Smynnovski (1930) et sur-

Source : MNHN, Paris

tout Dombrovski (1930) ont tenté d'établir une synonymie entre les termes utilisés précédemment dans la description des différents Tétrapodes. La difficulté majeure, à laquelle n'ont pas échappé ces derniers auteurs, réside principalement dans l'extrême diversité des dispositions musculaires au niveau de la paroi du corps ; c'est pourquoi l'étude topographique comparative seule ne peut apporter que des éléments de classification et soulève de multiples problèmes d'homologie. D'autre part, la musculature de cette région, étant étroitement liée à la présence des côtes, subit fortement l'influence des processus de régionalisation. Aussi bien n'entrerons-nous pas ici dans le détail de ces controverses, puisque notre propos est de décrire, le plus simplement possible, là où les dispositions présentes dans le tronc des Squamates serpentiformes et de les rapprocher de la disposition de l'épisome chez les mêmes Reptiles.

D'une façon générale, on peut dire que la disparition des membres s'accompagne au niveau du tronc d'un accroissement fonctionnel de cette fraction de la musculature axiale ou, plus exactement, d'une « contamination » par des fonctions essentiellement restreintes, chez les formes Tétrapodes, à la fraction épisomatique. La musculature pariétale du *Sphenodon* et des vrais Lézards joue un double rôle, contention des viscères suspendus lors de l'érection des membres pairs et variation du volume intrathoracique lors de l'inspiration, l'air n'étant pas dégluti comme chez les Amphibiens. Chez les formes apodes, le tronc vient en contact étroit avec le substrat par ses faces ventrale et latérale, voire même sur toute sa surface (formes souterraines). La rigidité requise est d'autant plus grande que ces points de contact constituent les points d'application des forces locomotrices. La musculature pariétale doit donc assurer les mouvements respiratoires (dans la portion antérieure du corps surtout) et participer aux mouvements locomoteurs au même titre que la musculature épaxiale.

Dans l'ensemble, la musculature hypaxiale paraît conserver la segmentation myomérique : les faisceaux constitutifs des diverses couches unissent des septa s'élevant à partir des côtes, ou bien les côtes elles-mêmes. Cependant, il existe déjà, chez les formes à membres développés, des faisceaux longs couvrant plus d'un espace intercostal, appartenant aux couches superficielles, soit latérale soit médiale. Les couches intermédiaires, intermyoseptales ou intercostales, relativement homogènes chez les Lézards tétrapodes, se différencient médialement en faisceaux obliques intercostaux ou costo-vertébraux chez les serpentiformes. On peut soupçonner par conséquent la difficulté d'une systématisation fondée exclusivement sur les rapports topographiques mutuels des diverses couches.

Maurer (1896) a proposé une division primordiale, fondée sur l'embryogénèse, en deux couches. La couche médiale (*lamella medialis*), la première individualisée, constitue la matrice des muscles intercostaux internes longs et courts, de l'oblique interne et du transverse ; la couche latérale donne l'oblique externe superficiel et profond, les intercostaux externes long et court. Les muscles droits, latéral et médian, de l'abdomen (m. *rectus*), issus selon Maurer de l'extrémité ventrale du myotome, se forment à partir de l'une et l'autre couche. A ces deux couches de base, il faut ajouter une masse médiale s'étendant au-dessous de la colonne vertébrale, homologue du m. *subvertebralis* des Urodèles.

Ce cadre de systématisation a été généralement adopté par tous les travaux ultérieurs. Camp (1923) se fonde sur l'absence de *rectus superficialis* chez un certain nombre de Lacertiliens pour les grouper à part dans la division sous-ordinale des *Ascalabota* comprenant des familles où la tendance serpentiforme n'est pas représentée (Gekkonidés, Iguanidés, Agamidés [1], Chaméléonidés). Cette coupure radicale a été depuis très discutée, et pratiquement abandonnée. On peut lui reprocher trois faiblesses principales. La première est d'ordre méthodologique. Il est vain de vouloir poursuivre une classification (y compris les conclusions phylogénétiques qui peuvent en découler) à partir de l'examen d'un caractère unique et aussi secondaire dans l'économie générale des organismes qu'un muscle superficiel. Les deux autres objections sont trouvées

(1) Les Agamidés se signalent en outre par un très faible développement des couches musculaires suivantes : intercostal externe, oblique interne, transverse de l'abdomen (Smirnovsky) et par un nombre très faible de vertèbres présacrées (de 20 à 25).

Source : MNHN, Paris

dans les faits : non seulement certains *Ascalabota* possèdent un *rectus*, ce que Camp lui-même a déjà signalé (*Uromastyx*, *Physignathus*, *Liolepis*), mais encore ce muscle ne semble pas indispensable à la locomotion rampante. Cet auteur semble n'avoir connu de l'aspect fonctionnel de la reptation que l'interprétation erronée traditionnelle du Serpent « marchant » grâce à la peau de son ventre et à l'extrémité de ses côtes. Enfin les travaux d'Underwood (1957) ont montré les affinités gekkoniennes des Pygopodidés, famille australienne de Sauriens exclusivement serpentiformes et possédant un muscle droit superficiel.

a) Couche médiale.

Cette matrice est innervée par un rameau médial qui se détache généralement assez proximalement de la branche rachidienne ventrale et gagne la région ventrale, en suivant la face interne de la côte précédente jusqu'au niveau de son extrémité distale. Ce rameau circule entre les intercostaux externes qui lui sont susjacents et les intercostaux internes. Il innerve ces derniers, ainsi que les couches de l'oblique interne, du transverse, le feuillet pariétal du péritoine et la peau de la région ventrale.

b) Couche latérale.

Les modifications caractéristiques des serpentiformes s'observent essentiellement au niveau de cette matrice. Elle comprend deux portions fondamentales : l'oblique externe *s. s.* recouvrant l'intercostal externe ; chacune de ces divisions peut à son tour compter deux couches : oblique externe superficiel,

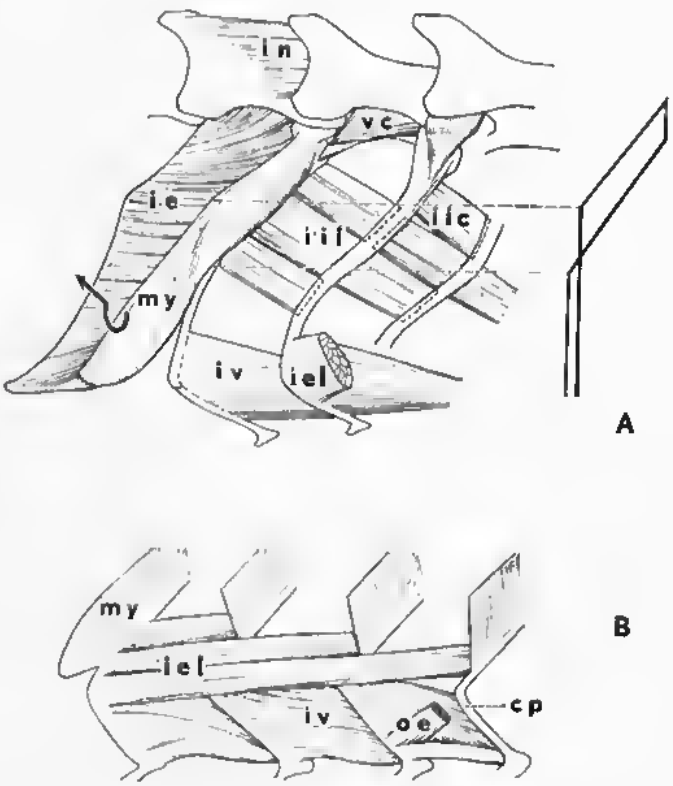


Fig. 26. — Musculature intercostale de *Feylinia* (Scincidés). A, portion proximale, la forme exacte du myosepte est schématisé à droite ; B, portion distale.
c. p., chevron parasternal ; i. e., intercostal externe ; l. e. i., intercostal externe long ; t. i. c., intercostal interne court ; i. i. l., intercostal interne long ; i. n., interneural ; i. v., intercostal ventral ; my., myosepte ; o. e., oblique externe (*s. s.*) ; v. c., faisceau vertébro-costal de l'oblique externe (*s. l.*).

Source : MNHN, Paris

le plus souvent costo-cutané, l'oblique externe profond, l'intercostal externe long, l'intercostal externe court. La succession de ces différentes couches musculaires n'est pas régulière dans le sens proximo-distal ; les fibres de l'oblique naissent seulement vers la moitié des côtes ou la limite latérale de l'insertion iliocostale, alors que les fibres intercostales apparaissent dès leur tête articulaire.

Cette couche est innervée par le rameau latéral de la branche rachidienne ventrale. Il y a parfois une division précoce de ce rameau (chez les Serpents, cf. *Coluber*) en une branche intercostale externe, cheminant sur la face dorsale de la couche du muscle de ce nom jusqu'à sa portion ventrale, et une branche accompagnant proximalement le rameau médial, puis traversant la masse des intercostaux externes pour gagner l'oblique externe, le droit latéral et la peau.

Chez les serpentiformes, on observe une tendance à la différenciation de la couche de l'oblique superficiel en faisceaux moteurs du tégument (*m. costocutanei*), de la couche profonde en faisceaux supracostaux (1) et de la couche intercostale en faisceaux individualisés moteurs de la région proximale des côtes et des vertèbres. Nous avons cité plus haut la corrélation existant entre la présence de reliefs particuliers sur les côtes (processus tuberculiformes, unciforme, fig. 16), sur les vertèbres (processus prézygapophysaires), et la différenciation de faisceaux tubercule-costaux, vertébro-costaux, élévateurs des côtes.

Latéralement, les intercostaux externes forment parfois des faisceaux longs supracostaux (*Feylinia*, fig. 26). Leurs fibres sont obliques de bas en haut et d'arrière vers l'avant, ce qui les différencie des fibres des muscles scalaires, naissant à peu près au même niveau sur les côtes, mais plus latéralement et gagnant vers le bas et en avant la face interne des écailles ventrales.

c) La masse sous-vertébrale.

Cet ensemble de fibres primitivement longitudinales ne dépasse pas la région cervicale (*m. longus colli*) des Sauriens, y compris les serpentiformes, et des Amphisbéniens. Chez les Ophidiens, des faisceaux courts, franchissant au maximum trois espaces intercostaux, unissent les hypapophyses (ou leur empla-

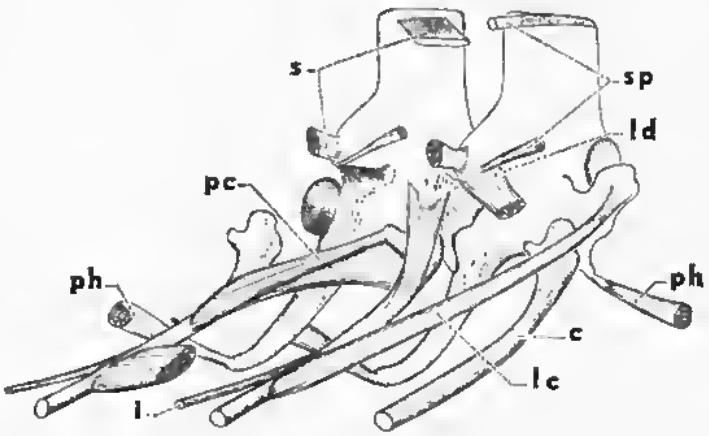


Fig. 27. — Insertions musculaires sur les vertèbres d'un Crotalinė (*Bothrops alternata*).
c., côte ; i., insertion craniale d'un faisceau de l'ilio-costal ; l. c., muscle élévateur de la côte ; l. d., insertion caudale d'un faisceau du long dorsal ; p. c., faisceau pseudo-tubercule-costal (*m. tuberculocostalis*) ; p. h., faisceau parapophyso-hypapophysaire (*m. transversohypapophyseus*) ; s., origine et insertion d'un faisceau épineux ; sp., origine et insertion d'un faisceau demi-épineux.

(1) L'emploi du terme « supracostal » devrait être restreint à un sens descriptif : Nishi donne ce nom à deux types de muscles, innervés selon lui à partir de la branche rachidienne dorsale, les *mm. supracostales dorsales breves*, chez le Varan (= *mm. serratoidei* Smirnovsky, 1930) et les *mm. supracostales dorsales longi*, chez le Python. Par ailleurs, Maurer nomme *mm. supracostales laterales inferior* et *superior* les faisceaux différenciés de l'oblique externe innervés par la branche ventrale (cf. *Coluber*, fig. 40, 41).

Source : MNHN, Paris

cement) à la face antéro-ventrale d'une tête costale ou bien à un processus parapophysaire ventral (*m. costo-vertebro-costalis*, Mosauer).

Chez les Vipéridés, Colubridés, Elapidés, le développement d'hypapophyses s'accompagne de la présence de faisceaux longs (jusqu'à 8 espaces intervertébraux), recouvrant les précédents, qui naissent par un tendon sur la pointe de chacune de ces apophyses ventrales et gagnent, vers l'arrière, le haut et l'extérieur, la pointe d'un processus parapophysaire pointant ventralement (fig. 27). Ces faisceaux constituent alors un cordon musculo-tendineux très saillant ventralement (fig. 28 et planche IV A) = m. *transverso-hypapophyseus*, Mosauer (1). La corrélation observée par Hoffstetter (1939) entre le développement des hypapophyses et celui des parapophyses s'explique donc par la présence de ce puissant tractus inséré sur ces deux types de relief.

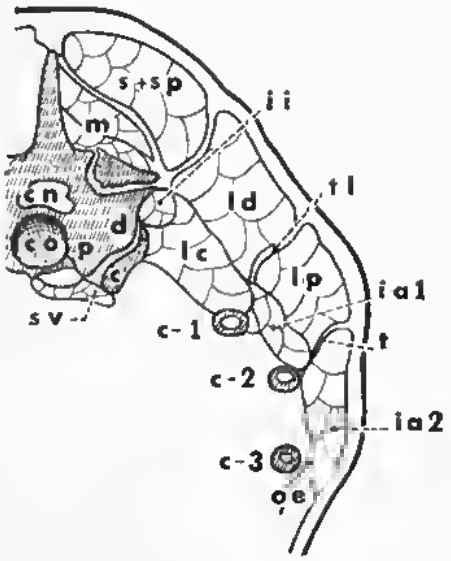


Fig. 28. — Schéma d'une coupe transversale dans le corps d'un serpent. Face antérieure (*Constrictor constrictor*, région post-cardiaque).

c., côte ; c. n., canal neural ; co., cotyle ; d., diapophyse ; ia 1, portion craniale profonde du ventre antérieur de l'ilio-costal ; ia 2, portion caudale du ventre antérieur de l'ilio-costal ; i. i., muscle interarticulaire inférieur ; i. p., ventre postérieur de l'ilio-costal ; l. e., élévateur de la côte ; l. d., long dorsal ; m., multifide ; p., parapophyse ; s., épineux ; sp., semi-épineux ; s. v., masse sous-vertébrale ; t., tendon intermédiaire de l'iliocostal ; t. l., tendon latéral du long dorsal.

II — METHODE DE DISSECTION D'UN OPHIDIEN

Coluber viridiflavus Lacépède (Colubridae)

Nous avons choisi cet animal comme modèle pour trois raisons principales. Il s'agit d'un serpent commun au sud de la Loire, particulièrement à partir des Charentes, et dont nous avons pu nous procurer plusieurs exemplaires vivants. Sa taille est très appréciable, ce qui facilite la dissection. Enfin, il constitue une forme très caractéristique de la famille des Colubridés, adaptée à une locomotion rapide dans les fourrés et les basses branches ; or cette famille montre le type d'organisation musculaire le plus complexe, et très certainement le plus avancé dans la voie serpentiforme.

La dissection de la Couleuvre verte et jaune nous permet donc d'aborder toutes les difficultés techniques propres à l'étude de la musculature axiale des Squamates serpentiformes.

(1) On trouve une différenciation de ce type dans le muscle long du cou des Varanidés.

Source : MNHN, Paris

Les animaux, ayant été sacrifiés pour les besoins d'un autre travail, ont pu être abordés par le scalpel alors que les muscles conservaient encore leur contractilité. Puis, chaque dissection demandant plusieurs jours de travail, l'animal est légèrement fixé dans une solution formolée (environ 5 %). La conservation au froid, même dans une enveloppe imperméable (sac de polyéthylène) présente l'inconvénient de déshydrater le tissu musculaire ; d'ailleurs, s'il n'est pas formolé, celui-ci ne tarde pas à montrer des traces de fermentation sous la chaleur de l'éclairage.

A — EXAMENS PRELIMINAIRES

1. Morphologie externe. Mensurations et autres données numériques générales

Chaque animal fait, en principe, l'objet d'un relevé numérique porté sur une fiche d'identification systématique. Lorsqu'il s'agit d'animaux communs, identifiés avec certitude, nous nous contentons, pour gagner du temps, de procéder à la mesure de la longueur totale, ainsi que de la longueur de la queue. D'autre part, les écailles ventrales et sous-caudales sont comptées.

Au cours de cet examen externe, diverses particularités du tégument peuvent être notées, présence d'écailles carénées, leur répartition sur le pourtour du corps, obliquité des rangées, etc... ; de même, lorsque l'animal a pu être observé vivant, ses aptitudes locomotrices sont consignées et généralement photographiées, ainsi que divers détails du comportement.

La longueur totale de la Couleuvre verte et jaune dépasse 1200 mm à l'âge adulte. La queue représente 25 % de cette dimension. Il y a 19 rangées droites d'écailles lisses, leur taille dominant dans la portion dorsale.

C'est un animal vif, se déplaçant avec une grande aisance lorsque le substrat lui offre de multiples points d'appui latéraux. Par contre, placé sur une surface plane et de faible rugosité (carrelage, carton, toile) cette Couleuvre s'épuise en mouvements peu efficaces d'ondulation latérale, la tête dressée au-dessus du sol, mais n'adopte pas un mode plus « rationnel » de locomotion, avec immobilisation de portions du corps, comme le font toutes les Couleuvres à collier en se déroulant latéralement (side winding) ou la Vipère en progressant par des mouvements d'accordéon. L'enregistrement cinématographique montre, malgré une progression relative, un glissement de l'animal vers l'arrière, c'est-à-dire que les forces de frottement statique n'étant pas suffisantes, les écailles ventrales dissipent la majorité de l'énergie en frottement de glissement. En captivité et au repos, la Couleuvre verte et jaune ne cherche pas à se cacher, alors que la Couleuvre d'Esculape (*Elaphe longissima*) est très souvent roulée sous la litière. Par contre, en pleine activité et liberté, cette dernière cherche immédiatement à grimper le plus haut possible, ce qui n'est pas le cas de *Coluber viridiflavus*.

2. Repères topographiques et morphologie régionale de l'axe vertébral

Les organismes serpentiformes étant apparemment très uniformes d'un bout à l'autre du tronc, il est indispensable de rechercher des points de repère susceptibles de permettre une distinction sub-régionale.

L'anatomie interne de chaque animal fait donc l'objet d'une étude topographique sommaire. La position de la base du cœur (départ des gros vaisseaux) est repérée par rapport à l'écaillure ventrale, puis après avoir fiché une épingle fine dans la masse de la musculature axiale au niveau de la base du cœur, une radiographie de l'animal permet de préciser la position de cet organe par rapport à l'axe vertébral. La concordance numérique 1/1 entre le nombre de segments tégumentaires et le nombre de vertèbres étant générale dans la région

Source : MNHN, Paris

troncale, chez les Colubridés les deux chiffres sont le plus souvent très voisins (1). La base du cœur est située au niveau de la 40e vertèbre.

Le cliché radiographique est pris en appliquant le dos de l'animal contre le film, le foyer étant situé à 150 cm. On obtient ainsi une projection horizontale fidèle des dimensions vertébrales et des rapports entre côtes et vertèbres. Le nombre de vertèbres précloacales est compté depuis l'atlas jusqu'à la vertèbre portant la dernière côte libre non bifurquée. Seule la dissection permet de s'assurer du nombre exact de vertèbres cloacales, c'est-à-dire les vertèbres portant des côtes bifurquées libres ou soudées dont les fourches reçoivent les cœurs lymphatiques postérieurs. En toute rigueur on ne devrait appliquer le terme de lymphapophyses qu'aux côtes soudées, en raison de la signification générale du mot apophyse. Il est toutefois commode d'utiliser cette dénomination dans son sens fonctionnel.

On compte ainsi plus de 200 vertèbres précloacales (entre 206 et 220). Nous n'avons pas examiné un nombre suffisant d'exemplaires pour préciser ce nombre dans des limites statistiquement valables. Il nous a paru osciller sensiblement autour de 210. Le nombre de vertèbres cloacales ne dépasse pas 4, se répartissant en une vertèbre à côtes bifurquées libres et deux à trois vertèbres portant des côtes bifurquées soudées (fig. 29).

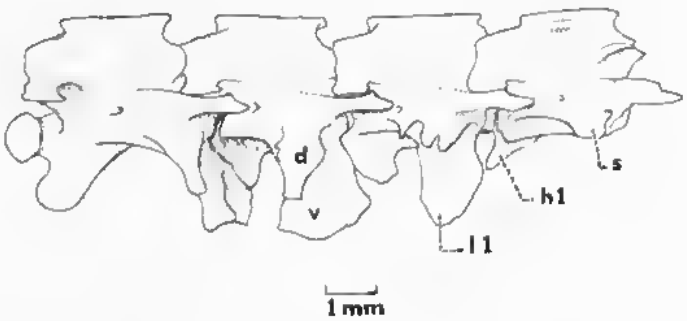


Fig. 29. — Région cloacale de *Coluber viridiflavus*. Vue latérale droite.
d., branche dorsale de la lymphapophyse ; h. 1., première hémapophyse ; l. 1., première lymphapophyse ; s., synapophyse de la dernière côte libre (bifurquée) ; v., branche ventrale de la lymphapophyse.

Les branches lymphapophysaires ont la forme de lamelles longues et larges, surtout les inférieures ; celles-ci s'étendent transversalement, alors que les supérieures, plus étroites et terminées par un petit crochet, sont dirigées vers l'arrière.

Coluber appartient à la fraction des Colubridés dont les hypapophyses sont développées seulement dans la partie antérieure du tronc. Elles se réduisent à une carène ventrale après la 42e vertèbre, c'est-à-dire au niveau de la région cardiaque.

Cette carène s'évase sous le condyle en un petit plateau circulaire représentant peut-être la base de l'hypapophyse. Dès la première vertèbre cloacale, ce relief montre nettement une ébauche de division en deux hémapophyses. Dans la région caudale ces dernières, en forme de lames minces et larges à peu près parallèles et dirigées vers l'arrière, représentent plus de la moitié de la hauteur totale de la vertèbre.

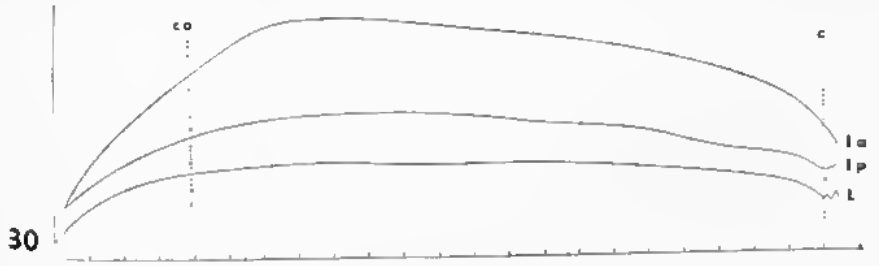
Les pleurapophyses caudales sont dirigées vers l'avant et vers le bas, atteignant par leur extrémité le niveau du bord ventral des hémapophyses. La neurépine, très réduite dans la région troncale postérieure, réapparaît faiblement dans la queue.

On compte environ 95 vertèbres caudales dont la taille se réduit progressivement, surtout par les dimensions transversales ; vers l'extrémité, les pleurapophyses sont presque horizontales.

(1) Le décalage est dû à l'obliquité des segments vers l'arrière : par exemple à la 40e vertèbre correspond verticalement le 37e segment cutané. En toute rigueur la position par rapport à l'axe vertébral est la plus stricte, mais l'autre peut être utile lorsqu'il s'agit de trouver le cœur sur un animal vivant au cours d'une expérimentation.

Source : MNHN, Paris

Signalons simplement quelques-unes des variations dimensionnelles intracolumnaires les plus importantes (1). La longueur des centra augmente régulièrement jusqu'à la 70e vertèbre précloacale environ, où se situe un long plateau. La décroissance précloacale est assez progressive (fig. 30).



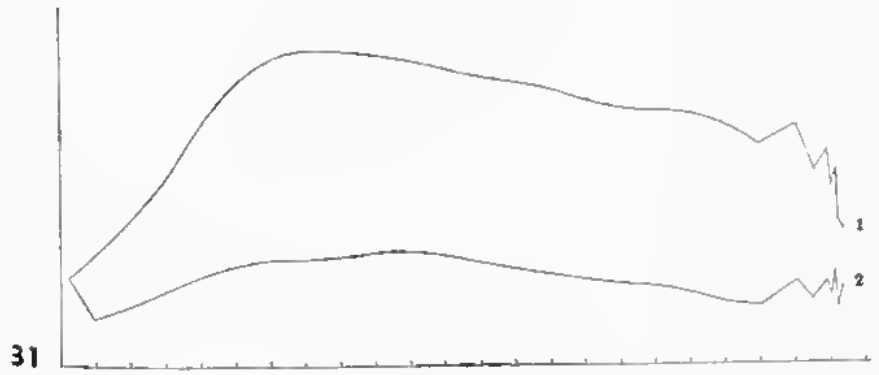


Fig. 30. — Principales variations dimensionnelles intracolumnaires chez *Coluber*.
c., position du cloaque ; co., position du cœur ; L, longueur du centrum ; la., largeur maximum antérieure (processus prézygapophysaire inclus) ; lp., largeur postérieure. Le numéro d'ordre des vertèbres est porté en abscisses (les dizaines seules sont indiquées).

Fig. 31. — Variations relatives des largeurs et de la longueur ; courbe 1 = la/L % ; courbe 2 = lp/L %.

Plus frappante est la courbe obtenue par la mesure de la largeur maximum de la vertèbre (entre les deux pointes des processus prézygapopbysaires) rapportée à la longueur (fig. 31) ; elle montre en effet combien cette dimension devient considérable à partir de la 60e vertèbre, son augmentation étant relativement plus importante que celle de la longueur du centrum (L) ou de celle de la largeur de l'arc neural au niveau des postzygapophyses (lp).

Aucune de ces courbes ne permet nettement la distinction d'une région morphologique précardiaque.

3. — Caractéristiques générales de la vertèbre et de la côte

On peut dégager quelques traits caractéristiques de la morphologie vertébrale, indépendamment des variations régionales décrites ci-dessus.

La forme générale de la vertèbre (fig. 32) est élancée et son profil s'inscrit dans un parallélogramme dont l'angle dorso-antérieur est aigu, tandis qu'en projection horizontale la vertèbre s'inscrit dans un trapèze à grand côté antérieur. La neurépine n'est jamais haute, elle affecte la forme d'une lame de hache, le tranchant étant dorsal, les bords antérieur et postérieur concaves.

(1) Nous ne citons ici ces données numériques que pour leur sens morphologique, l'analyse mécanique étant reportée dans une publication réservée à l'aspect fonctionnel du problème.

Source : MNHN, Paris

Les processus prézygapophysaires sont extrêmement développés, la largeur antérieure maximum dépassant de 40 % la largeur postérieure maximum dans la région post-cardiaque. Les facettes zygapophysaires sont inclinées de 9° sur l'horizontale, les facettes zygosphéniennes de 55°. Il subsiste toujours une caréne hémale assez forte et les *margines inferior* et *lateralis* sont bien marquées.

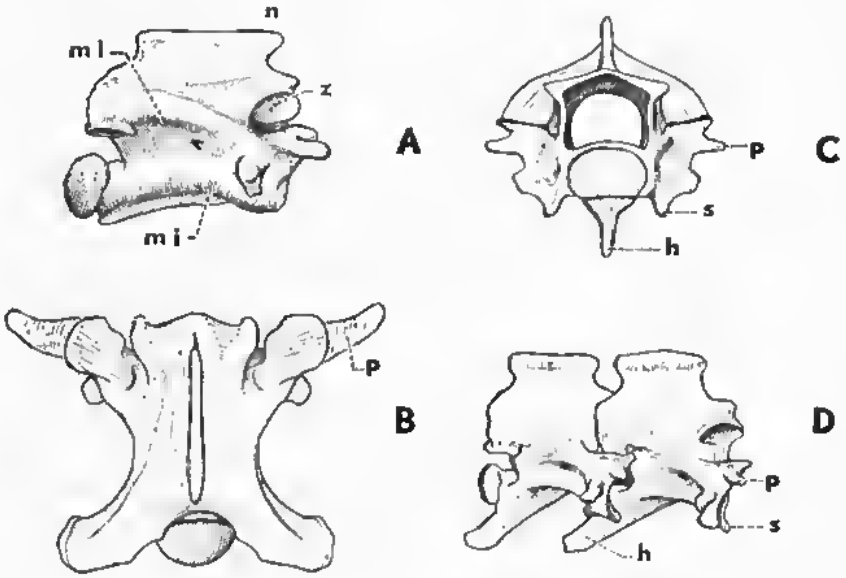


Fig. 32. — Morphologie de la vertèbre de *Coluber*. A, vue latérale droite (région post-cardiaque) ; vue dorsale ; C, vue craniale (région precardinque) ; D, vue latérale droite de deux vertèbres précardiaques.

h., hypapophyse ; m. i., *margo inferior* ; m. l., *margo lateralis* ; n., neurapine ; p., processus prézygapophysaire ; s., saillant parapophysaire ; z., zygosphène.

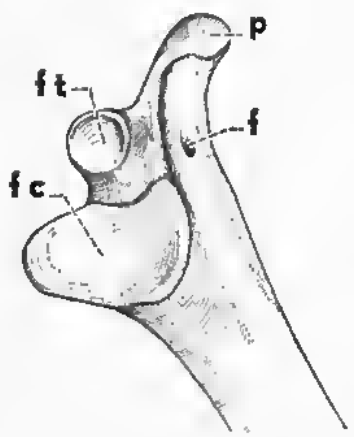


Fig. 33. — Tête costale de *Coluber*, côté droit, vue par sa face médiale (3e vertèbre).

f., foramen vasculaire ; f. c., facette capitulaire ; f. t., facette tuberculaire ; p., processus tuberculiforme postérodorsal.

Les foramens sont nombreux : subcentraux très discrets, latéraux, paracotyliens et post-synapophysaires. A ces derniers font vis-à-vis des foramens costaux situés sur la face postérieure de la tête costale (fig. 33).

La côte s'articule sur une synapophyse très saillante (fig. 34) dans laquelle on peut nettement distinguer une facette ovoïde dorso-postérieure, la diapophyse, et une facette ventro-antérieure, plane ou légèrement concave, la parapophyse. Sur le bord antérieur de la synapophyse, à sa base, un bourrelet constitue une butée pour le rebord antérieur de l'articulation costale corres-

Source : MNHN, Paris

pondante. La jonction diapophysaire est bloquée en arrière par une crête costale qui vient se fondre dorsalement dans un processus tuberculiforme postéro-dorsal très bien développé (fig. 33).

Trois arêtes parcourent proximalement la côte dans le sens de sa longueur : une antérieure, contrefort de la facette diapophysaire (tuberculum), une postéro-ventrale, contrefort de la facette parapophysaire (capitulum) et une postéro-dorsale, contefort du processus tuberculiforme.

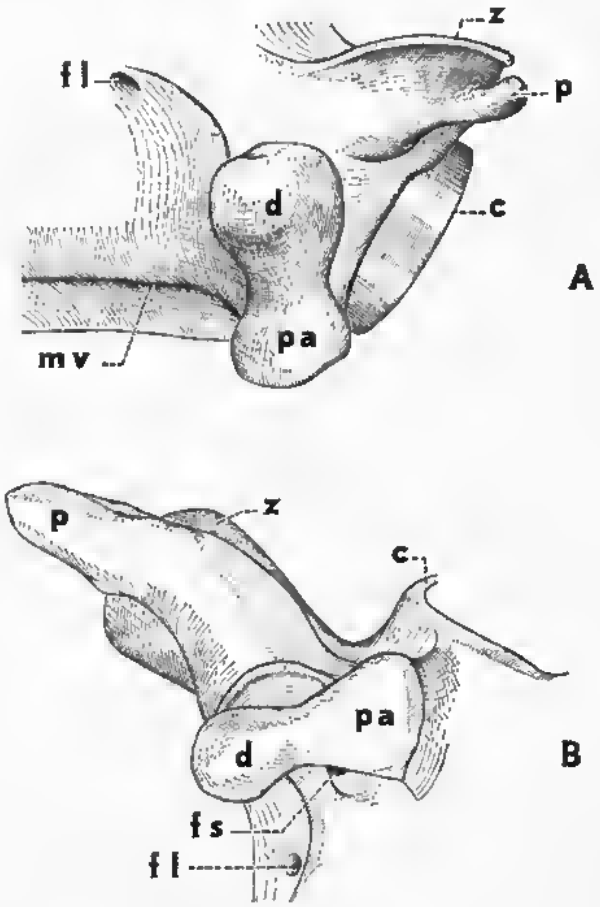


Fig. 34. — La région synapophysaire (45e vertèbre). A, vue latérale droite ; B, vue ventrale du côté droit.

c., bord du cotyle ; d., facette diapophysaire ; f. l., foramen latéral ; f. s., foramen post-synapophysaire ; m. v., *margo ventralis* ; p., processus prézygapophysaire ; pa., facette parapophysaire ; z., prézygapophyse.

4. Examen superficiel de l'animal dépouillé

L'animal est déponillé avec soin de façon à libérer les insertions musculaires et tendineuses cutanées au ras de la face interne du tégument.

On pent distinguer plusieurs zones se superposant depuis la ligne médio-dorsale jusqu'au bord libre de la paroi troncale :

— 1) zone tendineuse, adhérant assez fortement à la face interne du tégument. Les tendons contigus qui la composent sont obliques d'arrière en avant et de bas en haut, gagnant ainsi la ligne médio-dorsale où chacun entre en contact avec son antimère ;

— 2) zone principalement charnue ; à sa surface courent deux séries de fins tendons. Les uns, plus nets dans la partie médiale, sont disposés obliquement comme les précédents, les autres, latéraux, sont disposés en sens inverse ;

Source : MNHN, Paris

— 3) fine bande composée de longs tendons si faiblement obliques d'arrière en avant et de haut en bas qu'ils en paraissent horizontaux ;

— 4) zone charnue partagée dans le sens de la longueur et en son milieu par un interligne tendineux ;

— 5) fine barre tendineuse marquant la limite latérale de la zone « opaque » de la musculature. En effet, les couches musculaires plus externes sont suffisamment minces sur l'animal frais pour laisser voir les côtes par transparence ;

— 6) zone charnue limitée médialement par un feston tendineux et latéralement par un escalier de tendons ;

— 7) zone charnue formant bourrelet. Les fibres musculaires des zones 6 et 7 sont orientées également d'arrière en avant et de bas en haut ;

— 8) bande charnue de faible épaisseur unissant les extrémités costales. Les muscles costo-cutanés, sectionnés au cours du dépouillement sont visibles dans l'interligne 5 (costo-cutanés supérieurs) et entre 7 et 8 (costo-cutanés inférieurs).

Ces différents cordons longitudinaux s'intègrent en réalité dans les systèmes complexes de la musculature axiale qu'il s'agit de mettre en évidence au cours de la dissection. Pour cette raison, il ne faut jamais chercher à isoler les unes des autres ces zones longitudinales, ce qui apparaît en surface comme des limites aponévrotiques (on a parfois employé le terme de tunnel aponévrotique) constituant en réalité des passages ou liaisons entre les cordons voisins (cf. fig. 45).

Les tendons décrits brièvement ci-dessus révèlent une concordance sclérométrique : leur nombre est égal, dans la région considérée, au nombre des côtes apparentes. Il en résulte une impression générale de métamérisation analogue à la répétition régulière des myoseptes chez les Vertébrés les plus inférieurs.

Cette constatation nous conduit à supposer la répétition d'un même motif musculo-tendineux au dégagement duquel la dissection doit tendre.

B — DISSECTION RAISONNEE

Celle-ci consiste donc à isoler progressivement de ses voisins chaque tendon, et chaque faisceau charnu le prolongeant. Au niveau de l'épisome (dont la limite latérale est indiquée par l'insertion des m. costo-cutanés supérieurs), les trois systèmes sont enrobés par une mince membrane adhérant dans les interlignes séparant chaque cordon de ses voisins. L'examen à la loupe de cette membrane permet de décider s'il est indispensable de la disséquer en suivant des fibres tendineuses qui, dans certains cas, s'épanouissent à partir des interlignes, ou bien simplement de la déchirer vers le milieu du cordon pour libérer le tissu musculaire.

Les parties tendineuses sont d'un grand secours dans la séparation des faisceaux élémentaires, en faisant glisser dans le sens de leur longueur un instrument de faible épaisseur, mais non tranchant ; les anastomoses entre faisceaux voisins sont toutefois assez fréquentes. Lorsqu'elles se répètent au même niveau sur tous les faisceaux isolés, leur existence est considérée comme normale, appartenant au type de disposition musculaire de l'animal considéré.

Les faisceaux individuels étant le plus souvent très minces, il est préférable de ne dégager d'abord qu'une seule de leur face. Le cordon musculaire se trouve ainsi partagé obliquement en deux moitiés. On se débarrasse d'une moitié pour obtenir plus de champ, et repérer exactement la longueur du motif élémentaire. Dans cette opération il est indispensable de libérer un faisceau sur la face latérale, puis de recommencer en suivant la face médiale du même, ou d'un autre. La répétition régulière des motifs permet heureusement de procéder d'abord grossièrement, puis de plus en plus finement, sur des faisceaux successifs. Les principaux trajets nerveux sont repérés au cours de la dissection, mais une étude précise de l'innervation ne peut être entreprise qu'une fois les rapports musculaires parfaitement connus. La dissection est alors reprise d'une

Source : MNHN, Paris

façon tout à fait différente. Il ne s'agit plus de suivre obliquement des faisceaux s'étendant dans un sens antéro-postérieur, mais de suivre les trajets nerveux transversaux. On procède par tranchées transversales et fenêtres pratiquées dans la masse musculaire jusqu'à l'orifice de sortie des nerfs rachidiens. Nous indiquerons par la suite des voies particulières d'approche (ilio-costal, élévateur des côtes).

I. Musculature épisomatique

a) Système du transversaire épineux.

La masse du transversaire épineux constitue la totalité de la zone 1 et l'interligne 1 et 2. Sa dissection est particulièrement délicate, car de la zone 2 partent de très minces éventails membraneux (e. m.) gagnant obliquement vers l'avant et en surface la ligne médio-dorsale (fig. 35). Ces tendons n'appartiennent pas au transversaire épineux et doivent être retirés pour libérer la masse épineuse. On se trouve alors en présence d'un cordon tendineux courant le long des bords dorsaux des neurépines, et d'un cordon charnu recouvert par des tendons obliques de haut en bas et d'avant en arrière.

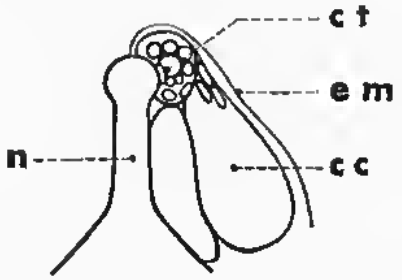


Fig. 35. — Coupe schématique de la portion médiodorsale de la musculature axiale.
c. c., cordon charnu ; c. t., cordon tendineux ; e. m., éventail membraneux superficiel ; n., neurépine.

Un de ces tendons est détaché de la masse des autres à l'aide d'un fin scalpel et progressivement isolé jusqu'à son attache antérieure, dans l'angle postéro-dorsal d'une neurépine. Il est alors sectionné après avoir repéré cette vertèbre-origine par une épingle fine. On suit ensuite son trajet vers l'arrière en le libérant à l'aide d'un instrument non tranchant glissé sur sa face médiale. Après un parcours commun avec les autres tendons dans une véritable gaine aponévrotique, il se détache latéralement et, ayant franchi dix espaces intervertébraux, se poursuit par un double faisceau charnu. Médialement, des fibres s'en détachent pour gagner en plongeant une paroi membraneuse, juste au-dessous du cordon dorsal tendineux. Ces fibres couvrent au plus quatre espaces intervertébraux et représentent le muscle épineux (*m. spinalis*). Latéralement et dans le prolongement du tendon, des fibres charnues constituent le faisceau du demi-épineux (*m. semispinalis*), franchissant cinq espaces intervertébraux avant de se poursuivre par un nouveau tendon ; à ce niveau (limite entre les zones 1 et 2), une bride transversale plonge en direction ventrale en suivant la face médiale du système du long dorsal (zone 2) et gagne un fort nœud tendineux inséré sur le processus prézygapophysaire d'une vertèbre (fig. 36).

Les couches plus profondes du transversaire épineux sont dégagées sur une longueur d'au moins six vertèbres par résection complète des cordons tendineux et charnus décrits précédemment (*mm. spinalis* et *semispinalis*) (1). Les masses sous-jacentes apparaissent alors recouvertes par une fine membrane. Dorsalement, appliqués contre les côtés des neurépines, les tendons triangulaires forment par leur succession une lame résistante. Chacun s'attache par son angle

(1) On pourrait aussi passer à la dissection du long dorsal, étant donnée la continuité entre les deux systèmes. Mais nous suivrons ici l'ordre adopté dans nos généralités.

Source : MNHN, Paris

caudal le long du bord ventral du bourrelet terminal d'une neurépine, plutôt dans la portion antérieure, puis s'épanouit vers l'avant et se poursuit par une nappe charnue après avoir franchi un espace intervertébral.

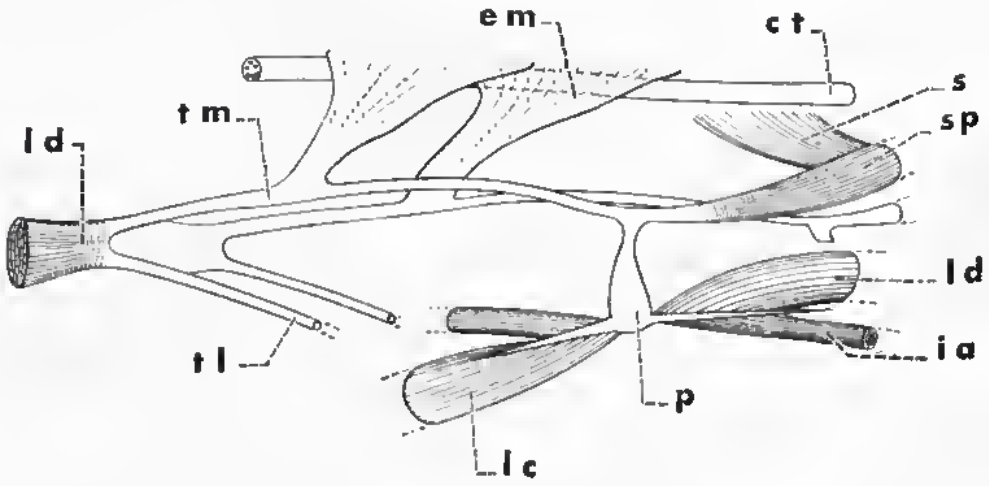


Fig. 36. — Complexe tendineux reliant les trois systèmes de l'épisome. Vue latérale droite. Les plans sont de plus en plus superficiels de la droite vers la gauche (sens cranio-caudal). c. t., cordon tendineux ; c. m., éventail membraneux superficiel ; l. a., muscle interarticulaire inférieur ; l. e., muscle élévateur de la côte ; l. d., muscle long dorsal ; p., pointe du processus prézygapophysaire ; s., muscle épineux ; sp., muscle demi-épineux ; t. l., branche latérale du lambeau crânial d'un faisceau du long dorsal (origine d'un faisceau de l'ilio-costal) ; t. m., branche médiale du même lambeau.

La nappe charnue franchit vers l'avant trois espaces intervertébraux et s'insère sur le bord d'un toit neural, y laissant une empreinte mamelonnée. Il s'agit des faisceaux successifs du multifide (*m. multifidus*).

Le long du multifide s'étend un cordon charnu, strié au niveau de chaque vertèbre par un fin tendon oblique. Ce muscle a toute l'apparence de l'interarticulaire supérieur présent chez les Sauriens, mais il est plus complexe et probablement d'origine mixte. Mosauer décrit ce muscle sous le nom de *m. digastricus*. Il est en réalité bicipital et non digastrique. Comme tout inter-

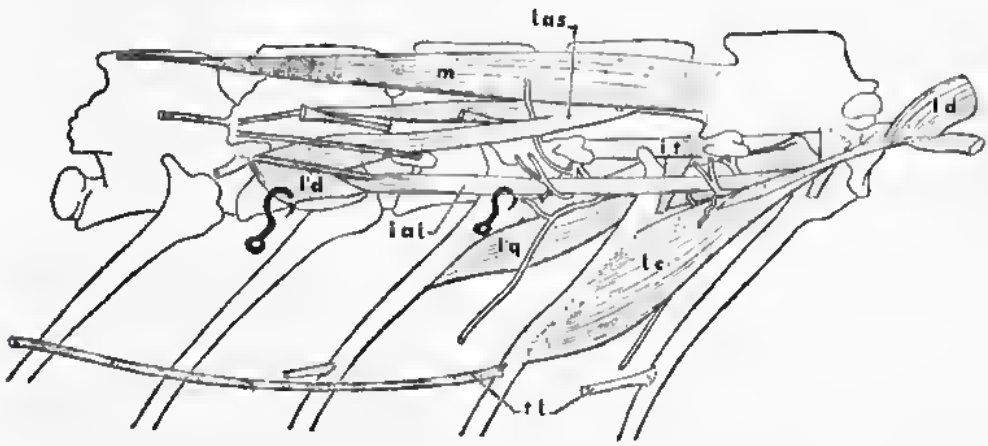


Fig. 37. — Couches profondes de la musculature axiale. Vue latérale droite.
l. a. i., faisceau du muscle interarticulaire inférieur ; l. a. s., faisceau du muscle interarticulaire supérieur ; l. q., faisceau oblique du muscle intercostal externe (m. *intercostalis quadranguluris* Mosauer) ; l. t., faisceau intertransversaire ; l. e., muscle élévateur de la côte ; l. d., origine d'un faisceau du muscle long dorsal ; m., muscle multifide ; t. l., tendons d'insertion crâniale de faisceaux du muscle iliocostal.

Source : MNHN, Paris

articulaire supérieur, il naît sur un mamelon du bord postérieur de l'aile postzygapophysaire (fig. 37), par un tendon qui suit le bord ventral du multifide en direction caudale. Au niveau de l'aile postzygapophysaire suivante, il se poursuit par une masse charnue qui se divise en deux chefs dès la vertèbre suivante. La branche nerveuse dorsale, se distribuant à tous les faisceaux du transversaire épineux et à la portion dorsale du tégument, fait suite à la base de cette bifurcation. Chaque chef suit alors un trajet différent, laissant entre lui et son congénère un espace dans lequel apparaît le faisceau homologue du segment suivant.

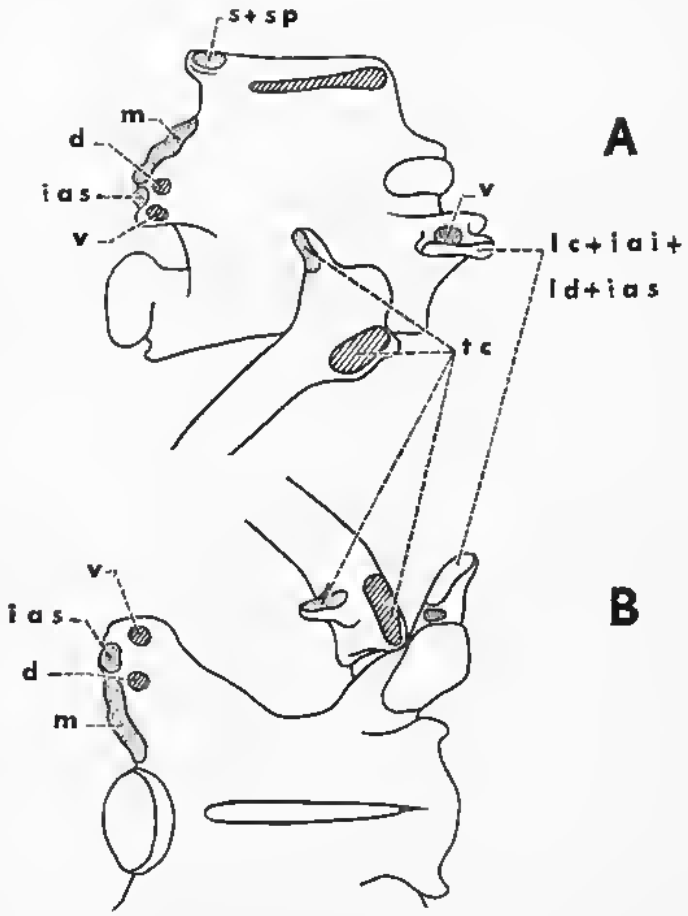


Fig. 38. — Aires d'insertion musculaires (charnues ou tendineuses) sur la vertèbre. A, vue latérale droite ; B, vue dorsale. En hachures les insertions caudales, en pointillé les insertions craniales.

d., tendon du chef dorsal du muscle bicipital (= *m. digastricus* Mosauer) ; i. a. i., interarticulaire inférieur ; i. a. s., interarticulaire supérieur (= origine craniale du muscle bicipital) ; l. c., élévateur de la côte ; l. d., long dorsal ; m., multifide ; s., épineux ; sp., semi-épineux ; t. c., tuberculocostal ; v., tendon oblique formant l'intersection du chef ventral du muscle bicipital.

Le chef dorsal se trouve recouvert par ce dernier, qu'il est donc nécessaire de couper ; il franchit un espace intervertébral, débordant légèrement sur les faisceaux du multifide, puis devient tendineux et s'attache par une insertion punctiforme sur une aile postzygapophysaire, en avant de la limite la plus ventrale de l'insertion du multifide (fig. 37, 38). Entre l'origine craniale commune et cette insertion caudale, on compte trois espaces intervertébraux.

Le chef ventral part en direction latérale, franchit un espace intervertébral avant de s'insérer sur le raphé tendineux longitudinal qui prolonge vers l'avant le processus prézygapophysaire d'une vertèbre. Mais pour suivre le faisceau jusque-là, il faut rejeter vers l'extérieur la masse du long dorsal, libéré dorsalement lorsqu'on a coupé son lien avec le tendon cranial du semi-épineux (*vide*

Source : MNHN, Paris

supra). On remarque, au voisinage de l'insertion caudale de ce chef, qui a pris l'aspect d'une petite nappe charnue, une intersection tendineuse oblique créée par un fin câble tendu entre l'extrémité postzygapophysaire et le processus prézygapophysaire d'une vertèbre (fig. 37). Entre l'origine craniale commune et l'insertion caudale, on compte quatre espaces intervertébraux. Alors que les chefs dorsaux se recouvrent mutuellement d'avant en arrière, les chefs ventraux sont simplement juxtaposés.

Au-dessous de la portion caudale du chef ventral, des fibres musculaires unissent la face antérieure de l'aile prézygapophysaire de la vertèbre précédente. Ces courts faisceaux représentent le muscle intertransversaire.

De l'examen du système du transversaire épineux, on peut retenir l'allongement de tous les faisceaux (à l'exception des intertransversaires) qui franchissent au minimum trois espaces intervertébraux (chef dorsal de l'interarticulaire supérieur), la différenciation complète de faisceaux d'orientation différente et dont les fibres gagnent sur la vertèbre des aires d'insertion réduites, reliefs ou arêtes ; enfin, la fusion de l'épineux et du demi-épineux, couvrant au total 20 espaces intervertébraux, avec des insertions exclusivement dorso-médiales (sommet et côté de la neurépine), alors que latéro-ventralement ce système est lié au système du long dorsal, retenu indirectement par une bride seulement sur les processus prézygapophysaires. En un mot, le système du transversaire épineux est devenu plurisegmentaire (1), et grâce à un complexe musculo-tendineux jouant le rôle d'armature, tend à limiter ses contacts avec le squelette aux seuls points d'application des forces exercées dans la contraction.

b) Système du long dorsal.

La succession des faisceaux musculo-tendineux du long dorsal est responsable de la formation des zones 2 et 3. Dans la zone 2, les tendons qui en surface dessinent des chevrons ouverts cranialement, représentent les extrémités antéro-latérales des faisceaux élémentaires de ce système. La dissection en sera entreprise sur un secteur dont le transversaire épineux est intact.

Après avoir isolé un chevron tendineux, on sectionne délicatement, sur une longueur d'au moins dix vertèbres, tous ceux qui le suivent. Puis on glisse un instrument plat et non tranchant le long de la face médiale de la masse ainsi libérée en la rabattant progressivement vers l'arrière. Le plan dégagé (face latérale d'un faisceau) est oblique d'avant en arrière, de dehors en dedans et faiblement de haut en bas. La masse dégagée a donc la forme d'un coin, mince et tendineux vers l'avant, épais et charnu vers l'arrière. On sectionne cette masse au niveau où les fibres les plus médiales adhèrent à une prézygapophyse.

Le faisceau élémentaire dont le chevron cranial a servi de repère est alors lui-même séparé de la masse restée en place (décollement de sa face médiale).

Les fibres charnues s'insèrent sur le raphé tendineux longitudinal prolongeant vers l'avant un processus prézygapophysaire, celui-là même qui reçoit l'extrémité d'un chef ventral du muscle « digastrique » de Mosauer. On peut voir, latéralement, en écartant la masse de l'ilio-costal (zone 4) un petit cordon musculaire longitudinal composé de faisceaux élémentaires s'insérant aussi sur le raphé tendineux, il s'agit du muscle interarticulaire inférieur. Entre cette insertion postérieure et la bifurcation tendineuse antérieure, le faisceau a franchi trois espaces intervertébraux. La branche dorsale (médiale) du tendon cranial se bifurque à son tour en une nappe superficielle gagnant la ligne médio-dorsale (celle dont la section est nécessaire pour la dissection du transversaire épineux), et un tendon ventral constituant l'extrémité caudale d'un faisceau du demi-épineux (fig. 36, comparer aussi avec *Pygopus*, fig. 20 A).

La branche ventrale (latérale) constitue un fin tendon presque horizontal, couvrant sept espaces intervertébraux, origine d'un faisceau de l'ilio-costal. L'ensemble de ces tendons forme la zone 3. Les faisceaux charnus du long dorsal sont innervés par un rameau nerveux se détachant médialement de la branche rachidienne latérale qui monte en direction dorsale entre le cordon

(1) Fonctionnellement, car en réalité chaque faisceau n'est innervé que par un rameau nerveux.

Source : MNHN, Paris

du long dorsal et celui de l'ilio-costal. Le nerf gagne donc le muscle par sa face latérale. La branche rachidienne latérale sort de la masse musculaire recouvrant la région proximale des côtes en passant entre le cordon longitudinal de l'interarticulaire inférieur et la nappe charnue oblique d'un m. élévateur de la côte (fig. 37) ; après avoir fourni un rameau pour l'ilio-costal, et un pour le long dorsal, elle se poursuit dorsalement jusqu'à la peau.

Le long dorsal est donc un muscle simple, pas plus allongé dans sa portion charnue que chez la plupart des Lézards apodes.

Il n'exerce de forces directes sur le squelette qu'en un seul point, au niveau de son insertion caudale, tandis que vers l'avant il entre en relation avec les deux autres systèmes musculaires de l'épisome par l'intermédiaire de longs tendons.

c) Système de l'ilio-costal.

L'ensemble des faisceaux de l'iliocostal constitue les zones 4 et 5. Chacun des faisceaux élémentaires naît à la suite du tendon latéral et superficiel d'un faisceau du long dorsal, comme c'est le cas chez la plupart des Squamates. Ce tendon couvre sept espaces intervertébraux, puis aborde la face dorsale du cordon charnu de la zone 4. Ce cordon montre vers sa mi-hauteur un faible interligne tendineux. En effet, chaque faisceau rubané de l'ilio-costal est composé de deux parties charnues unies par un court tendon (cf. fig. 23). La même méthode, glissement d'un instrument plat non tranchant, est employée pour dégager un de ces faisceaux. Le chef caudal couvre environ cinq espaces intervertébraux, le tendon intermédiaire, une vertèbre, et le chef cranial, sept espaces intervertébraux. Ce dernier se termine sur le bord latéral du cordon 4 ; il est continué par un long tendon à trajet horizontal, qui franchit huit espaces intercostaux avant de se fixer sur une côte. La succession de ces tendons forme la zone 5. La faisceau élémentaire décrit un trajet légèrement hélicoïdal, s'enroulant sur le précédent ; il couvre en tout vingt-et-un espaces intercostaux, mais si l'on tient compte de la continuité existant entre l'ilio-costal et le long dorsal au niveau du tendon latéral de ce dernier, le système musculo-tendineux réunit une vertèbre et une côte séparées par 33 vertèbres.

Pour mettre en évidence l'innervation de l'ilio-costal, il est nécessaire de pratiquer une voie d'accès entre le cordon du long dorsal et celui de l'ilio-costal, c'est-à-dire de fendre l'aponévrose superficielle qui les unit en surface, puis de sectionner les tendons craniaux de quelques faisceaux du long dorsal, ainsi que la totalité du cordon musculaire de l'ilio-costal en aval comme en amont de la région choisie. On rabat délicatement vers l'extérieur le volet ainsi créé, adhérant ventrolatéralement aux côtes par les tendons craniaux des fais-

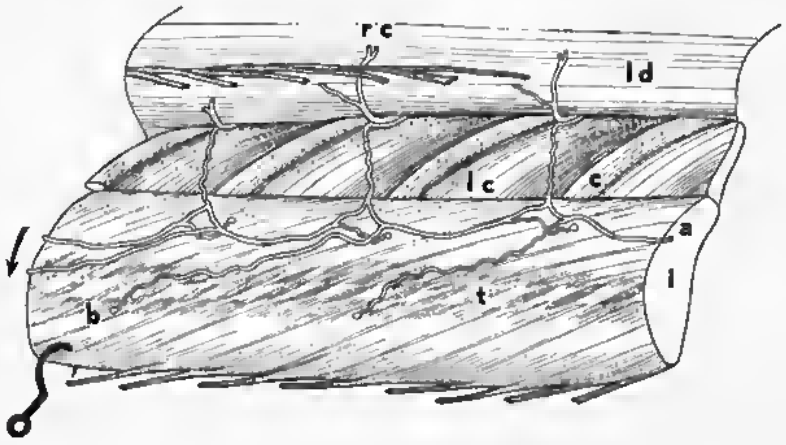


Fig. 39. — *Coluber viridiflavus*. Innervation de l'Illocostal et du long dorsal.

a., rameau innervant la portion antérieure d'un faisceau ; b., rameau innervant la portion postérieure d'un faisceau ; c., côte ; l., cordon de l'illocostal érigné vers l'extérieur ; l. e., élévateur de la côte ; l. d., cordon du long dorsal ; r. c., rameau cutané dorso-latéral ; t., tendon intermédiaire d'un faisceau de l'illocostal.

Source : MNHN, Paris

ceaux élémentaires (fig. 39). Après un instant, une légère déshydratation ayant raffermi les tissus et diminué leur adhérence mutuelle, on dégage sous la loupe binoculaire les ramuscules nerveux jusqu'à la branche latérale visible à la base du cordon du long dorsal. Un faisceau musculaire élémentaire est ensuite séparé de ses voisins. Chaque ventre charnu reçoit un rameau nerveux provenant d'une bifurcation secondaire d'une branche spinale. Mais il semble possible que des fibres motrices gagnent, par le jeu des anastomoses, le ventre cranial du faisceau précédent, et le ventre caudal du faisceau suivant. La disposition est plus simple chez les Vipéridés (fig. 25).

Nous avons rejeté à la fin de cette description réservée à la musculature épisomatique, le cordon charnu du muscle interarticulaire inférieur, courant au-dessous des processus prézygapophysaires.

Il apparaît en effet lorsque les trois masses épisomatiques principales ont été disséquées et désinsérées complètement. Chacun de ces vaisseaux élémentaires naît, avons-nous dit plus haut (fig. 36), sur le raphé tendineux prolongeant vers l'avant un processus prézygapophysaire, franchit quatre espaces intervertébraux, et gagne la face médiale du tendon d'origine d'un faisceau élévateur de la côte, inséré en direction caudale sur un processus prézygapophysaire. En raison de cette situation particulière, entre deux tendons, MOSAUER l'appelle *m. interarticularis inferior intertendinosus*. Il passe entre les rameaux médial et latéral de trois branches rachidiennes dorsales et reçoit son innervation à partir d'un rameau latéral, comme le long dorsal et l'ilio-costal.

2. Musculature hyposomatique

a) FACE EXTERNE.

Nous avons signalé plus haut comme limite entre épisome et hyposome le bord latéral tendineux de l'ilio-costal (zone 5), à partir duquel s'élèvent au niveau de chaque côte les faisceaux du muscle costo-cutané supérieur. Toutefois, il s'agit de la limite la plus externe, car, sous les couches décrites précédemment, à partir de la ligne des articulations costales s'étendent des muscles dérivés de l'oblique externe *s. l.*, tous innervés à partir des branches rachidiennes ventrales.

Après dissection de l'épisome on peut distinguer trois régions musculaires depuis les joints zygapophysaires jusqu'à l'extrémité des côtes :

— les côtes apparaissent sous l'ilio-costal (fig. 39) entre des coussins musculaires dont les fibres, naissant sur leur face antérieure, convergent obliquement d'arrière en avant et de bas en haut vers le puissant prolongement tendineux postérieur du processus prézygapophysaire. Il s'agit du muscle élévateur de la côte (*m. levator costae*).

Pour mettre en évidence l'innervation de chaque faisceau, il faut soulever le muscle par son bord latéral. Le nerf intercostal externe, rameau latéral de la branche rachidienne ventrale, apparaît alors à la surface des muscles intercostaux ; c'est un filet très fin, une branche s'en détache vers l'extérieur et s'enfonce dans la masse de l'élévateur des côtes. L'innervation est donc ventrale. L'élévateur de la côte apparaît comme une différenciation médiale supracostale de la couche de l'oblique externe superficiel ;

— la zone 6, s'étendant à partir de la limite latérale de l'ilio-costal, est constituée par une succession de faisceaux supracostaux de l'oblique externe. Chacun naît par un tendon sur une côte, un peu plus proximalement que le tendon cranial du faisceau correspondant de l'ilio-costal ; il est alors caché par le faisceau costo-cutané supérieur (*m. obliquus externus superficialis subcutaneus*) ; puis, décrivant vers l'arrière un trajet légèrement oblique vers le bas, les fibres charnues franchissent six espaces intercostaux et s'insèrent sur une côte. Un fascicule nous a paru, de façon constante, gagner la côte suivante (fig. 40). L'innervation charnue recouvre l'origine tendineuse des faisceaux de la zone 7. Ce muscle (*m. supracostalis lateralis superior* de MOSAUER) est innervé, comme le suivant, par le rameau moyen de la branche rachidienne ventrale qui tra-

Source : MNHN, Paris

verse la couche des intercostaux et sort au niveau de la limite latérale de l'iliocostal en donnant un rameau cutané, puis un autre au muscle costo-cutané supérieur (sur sa face médiale) ;

— la zone 7 (fig. 41) est formée de faisceaux naissant chacun par un tendon sur une côte, à peu près à la hauteur de l'insertion charnue du muscle décrit ci-dessus ; ses fibres franchissent vers l'arrière six espaces intercostaux, puis se poursuivent par un tendon sur trois autres espaces ; son insertion sur une côte est marquée par le départ d'un faisceau du muscle costo-cutané inférieur. MOSAUER nomme ce muscle *supracostalis lateralis inferior*. Un petit faisceau quitte le tendon d'origine, recouvre les deux tendons suivants et s'insère à côté de l'attache charnue d'un faisceau supracostal supérieur (fig. 40).

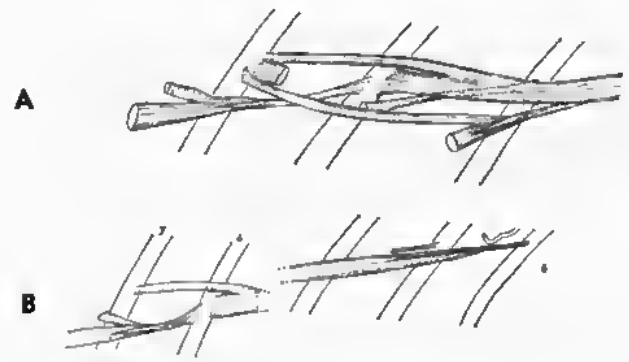


Fig. 40. — Muscle supracostal latéral supérieur. A, insertion caudale ; B, insertion craniale vue latérale droite.

Fig. 41. — Muscle supracostal latéral inférieur et intercostal ventral. Vue latérale droite.

L'extrémité des côtes est recouverte par une mince nappe musculaire formant la zone 8. Il s'agit de faisceaux couvrant deux à trois espaces intercostaux, en décrivant des festons (fig. 41). On pourrait les homologuer à des intercostaux ventraux.

Au-dessous de tous ces muscles apparaît alors la couche des intercostaux externes, unissant l'un à l'autre les éléments squelettiques successifs, à la surface desquels court le rameau latéral de la branche rachidienne ventrale (nerf intercostal externe).

Comme nous l'avons décrit dans nos généralités, cette couche se différencie médialement chez la plupart des Squamates serpentiformes en rapport avec le développement d'un processus atteignant un degré maximum (fig. 37-42). On distingue ainsi un muscle tuberculo-costal superficiel, unissant l'arête postérieure du processus tuberculiforme à la face dorsale de la tête costale suivante, et un muscle tuberculo-costal profond, unissant la face ventro-postérieure du processus tuberculiforme au pincement antéro-ventral de la côte suivante.

Ces deux muscles sont innervés par le rameau latéral de la branche rachidienne ventrale, qu'ils surcroisent ; ils séparent donc les branches dorsale et ventrale de chaque nerf rachidien.

La nappe intercostale externe forme encore un faisceau différencié : le *m. intercostalis quadrangularis* de MOSAUER, qui naît sur la face ventrale de la tête costale, en arrière du ligament costo-vertébral ventral, et s'épanouit en une

Source : MNHN, Paris

nappe s'insérant sur la face antérieure du quart proximal de la côte (fig. 37, 42, 43).

Plus distalement, les fibres intercostales forment une couche continue ; d'abord légèrement obliques d'avant en arrière et de haut en bas, elles deviennent ensuite longitudinales. Cette nappe s'interrompt à une faible distance de l'extrémité des côtes.

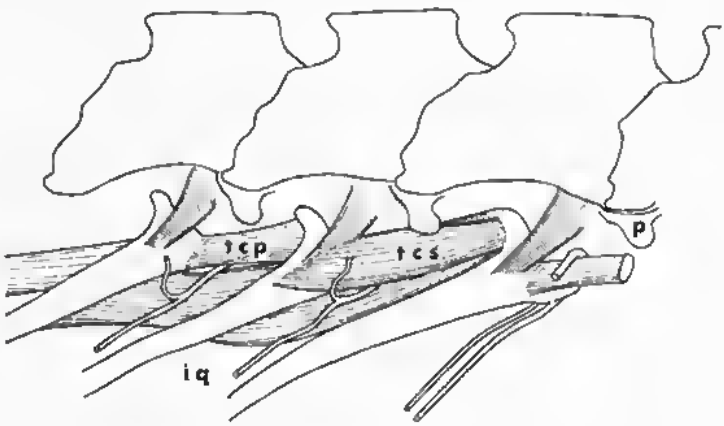


Fig. 42. — Faisceaux différenciés de la couche intercostale.
i. q., *m. intercostalis quadrangularis* Mosauer ; p., processus prézygapophysaire ; t. c. p., couche profonde du tuberculocostal ; t. c. s., couche superficielle du tuberculocostal.

b) Face interne.

L'animal étant débarrassé des viscères, la dissection peut se poursuivre par la face interne de la cavité tronçale. Il est épinglé fermement, les côtes maintenues en abduction. Il est préférable de couper sur toute la longueur étudiée les côtes opposées qui viennent s'interposer dans le champ d'observation.

La face interne de la paroi montre deux zones distinctes : une zone médiale fortement tendineuse, où apparaissent par transparence la base des côtes (dans la région précardiaque cette zone forme un bourrelet longitudinal saillant) et

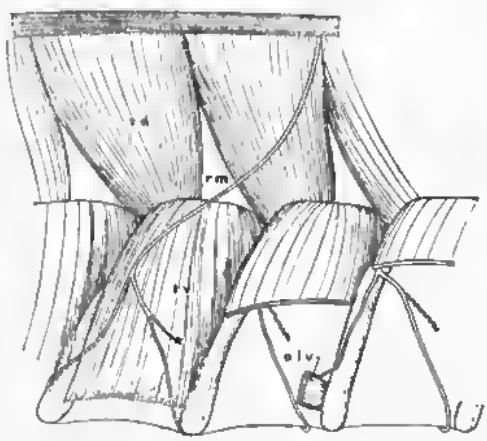


Fig. 43. — Face interne de la paroi tronçale, plan superficiel, côté gauche.
o. i. v., faisceau distal de l'oblique interne (*m. costalis internus inferior* Mosauer) ; r. m., rameau médial de la branche rachidienne ventrale ; t. d., portion proximale du transverse (*m. transversus dorsalis* Mosauer) ; t. v., portion distale du transverse (*m. transversus ventralis* Mosauer).

Source : MNHN, Paris

une zone latérale, mince mais exclusivement charnue (fig. 43, 44). Cette dernière région apparaît fortement pigmentée. En effet, le feuillet pariétal du péritoine, très mince, recouvre la musculature. Il adhère d'ailleurs à la couche du transverse, l'ensemble constituant la paroi interne de la cavité.

Le muscle transverse se compose d'une partie proximale (m. *transversus dorsalis* MOSAUER), dont les fibres croisent les côtes, et d'une partie distale (*m. transversus ventralis* MOSAUER), qui suit la direction des côtes. L'une et l'autre paraissent formées d'une seule couche de fibres musculaires. Lorsqu'on a retiré cette couche, innervée à partir du rameau médial de la branche rachidienne ventrale, apparaît la couche de l'oblique interne. Elle comprend deux ensembles de faisceaux. Médialement, des faisceaux naissant caudalement chacun par une nappe aponévrotique, sur la surface ventrale des vertèbres, et se dirigeant obliquement vers l'avant et en dehors. Ils deviennent charnus au niveau de la tête costale, pour s'insérer sur le bord postéro-ventral d'une côte, à peu près en son milieu ; ils franchissent quatre espaces intercostaux et sont innervés par leur face dorsale à partir du rameau médial (fig. 44). Tous ces faisceaux juxtaposés forment donc une nappe continue, tendineuse proximalement et charnue distalement. Latéralement, une nappe charnue est constituée par des faisceaux élémentaires en forme d'éventail. Ils naissent caudalement sur le bord cranial d'une côte, dans la plus grande partie de sa moitié distale, par des fibres charnues qui convergent vers l'avant sur le bord caudal d'une extrémité costale (fig. 44), ayant franchi deux espaces intercostaux.

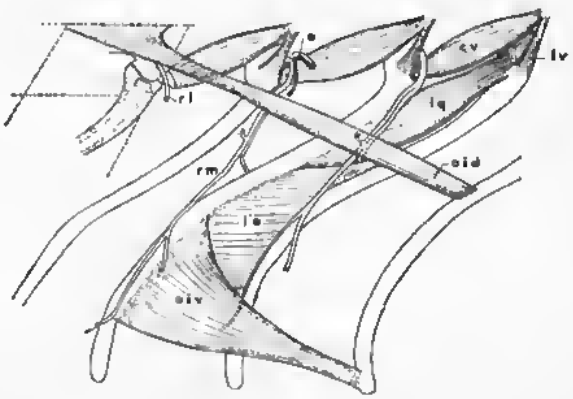


Fig. 44. — Face interne de la paroi thoracale, plan profond, côté gauche.
a., artère intercostale ; c. v., *m. costo-vertebro-costalis* ; i. e., masse de l'intercostal externe ; i. q., *m. intercostalis quadrangularis* ; i. v., ligament ventral de la côte ; o. i. d., portion proximale de l'oblique interne (*m. costalis internus superior* MOSAUER) ; o. i. v., portion distale de l'oblique interne (*m. costalis internus inferior* MOSAUER) ; r. l., rameau latéral de la branche rachidienne ventrale (= n. intercostal) ; r. m., rameau médial de la branche rachidienne ventrale.

MOSAUER nomme ces deux parties de l'oblique interne : m. *costales interni superior* et *inferior*.

Notons que la partie médiale (*costalis internus superior*) répondait dans les descriptions précédentes au m. *retrahens costae*.

Au-dessus de cette nappe apparaît la face médiale des intercostaux externes et les rameaux médial et moyen de la branche rachidienne ventrale, qui traversent obliquement de l'arrière vers l'avant chaque espace intervertébral. Dans la région postcardiaque, sous le centrum de chaque vertèbre, un petit faisceau musculaire oblique unit la partie antérieure de la carène hémale au pincement antéroventral de la côte suivante ; au niveau de cette dernière insertion, il passe entre le rameau latéral et le rameau médial (non encore bifurqué) de la branche rachidienne ventrale (fig. 44). Il s'agit du m. *costo-vertebro-costalis* de MOSAUER ; d'après sa situation médiale, il semble être une différenciation du *m. subvertebralis*.

Dans la portion précardiaque de la colonne vertébrale, portion où les hypa-

Source . MNHN, Paris

pophyses, avons-nous dit plus haut, sont développées chez *Coluber* (1), un cordon musculo-tendineux assez puissant est formé par la superposition de faisceaux élémentaires naissant par des fibres charnues sur un processus parapophysaire (fig. 32) et gagnant vers l'avant, après avoir franchi jusqu'à huit espaces intervertébraux, la pointe d'une hypapophyse, où ils se fixent par un tendon plat. Ce muscle a été nommé *m. transverso-hypapophyseus* par MOSAUER. C'est une différenciation du *subvertebralis*. Nous préférons le terme de m. parapophyséo-hypapophysaire.

C — ELABORATION DE DIAGRAMMES SYNTHETIQUES

La dissection permet de réunir un grand nombre de données détaillées sur les rapports mutuels des diverses parties de la musculature axiale, insertions, longueur des faisceaux, innervation, etc... ; mais on se trouve ensuite devant une mosaïque de faits consignés dans des dessins partiels.

La complexité d'organisation de la musculature axiale, système moteur agissant dans les trois plans de l'espace, nous empêche d'obtenir une représentation graphique à la fois réaliste et simple. Nous avons vu combien l'apparence de l'animal dépouillé peut conduire à des erreurs d'interprétation et combien, par contre, un dessin de dissection ne peut que donner une image partielle de la réalité. Pour faire comprendre les rapports du tendon cranial du long dorsal avec les masses médiale et latérale de l'épisome, VALLOIS avait déjà ressenti la nécessité de choisir un mode arbitraire de représentation graphique sur une surface plane (1922, fig. 15). MOSAUER utilise un compromis, choisissant presque toujours une vue dorsale pour les diagrammes semi-schématiques. AUFFENBERG, en réduisant son étude à la musculature épaxiale, montre à la fois l'ostéologie et le départ des différents faisceaux longs et le trajet des faisceaux courts. Mais dans aucun de ces exemples, on ne peut suivre à la fois la morphologie (forme des faisceaux, insertion sur le squelette) et les rapports topographiques (recouvrements, trajets hélicoïdaux, longueurs relatives des faisceaux).

Nous avons choisi deux modes distincts de représentations graphiques synthétiques :

— Le graphique délibérément plan, avec les déformations qui en résultent, figurant une moitié de l'organisme étiré dans le sens dorso-ventral, chaque côte étant reportée vers l'avant sur une ligne transversale (fig. 45). Ceci nous permet de mettre en évidence, d'une part, la continuité entre les faisceaux élémentaires des trois systèmes de l'épisome, et de dégager ainsi le motif élémentaire de l'organisation musculaire à ce niveau, d'autre part, la longueur relative des différents faisceaux, des parties charnues et des parties tendineuses, enfin l'extension maximum du motif élémentaire (33 vertèbres) dans la portion moyenne du tronc. La comparaison avec une schématisation de l'animal dépouillé signale les correspondances entre l'alternance apparente, zones longitudinales charnues et tendineuses, et les diverses parties de ce motif.

— Le diagramme en perspective (fig. 46), pour lequel nous utilisons les données de la dissection et celles de coupes transversales pratiquées dans un animal congelé après enrobage dans le plâtre. Une légère recoloration par le rouge écarlate en solution alcoolique à 10 ‰ donne un meilleur contraste entre les parties charnues et les parties tendineuses. L'interprétation des coupes n'est évidemment possible qu'à la lumière des connaissances acquises au cours de la dissection. Un tel diagramme reconstitue donc un aspect réaliste de l'objet. Il permet de montrer à la fois l'ostéologie, l'organisation de la musculature profonde, dont les fibres sont courtes, le trajet des nerfs, la coupe des couches superficielles constituées de fibres trop longues pour figurer dans leur totalité et un aspect de l'animal simplement dépouillé.

(1) Nous rappelons une fois de plus que la coïncidence entre région précardiaque et région à hypapophyses n'est pas du tout générale chez les Squamates (cf. Généralités).

Source : MNHN, Paris

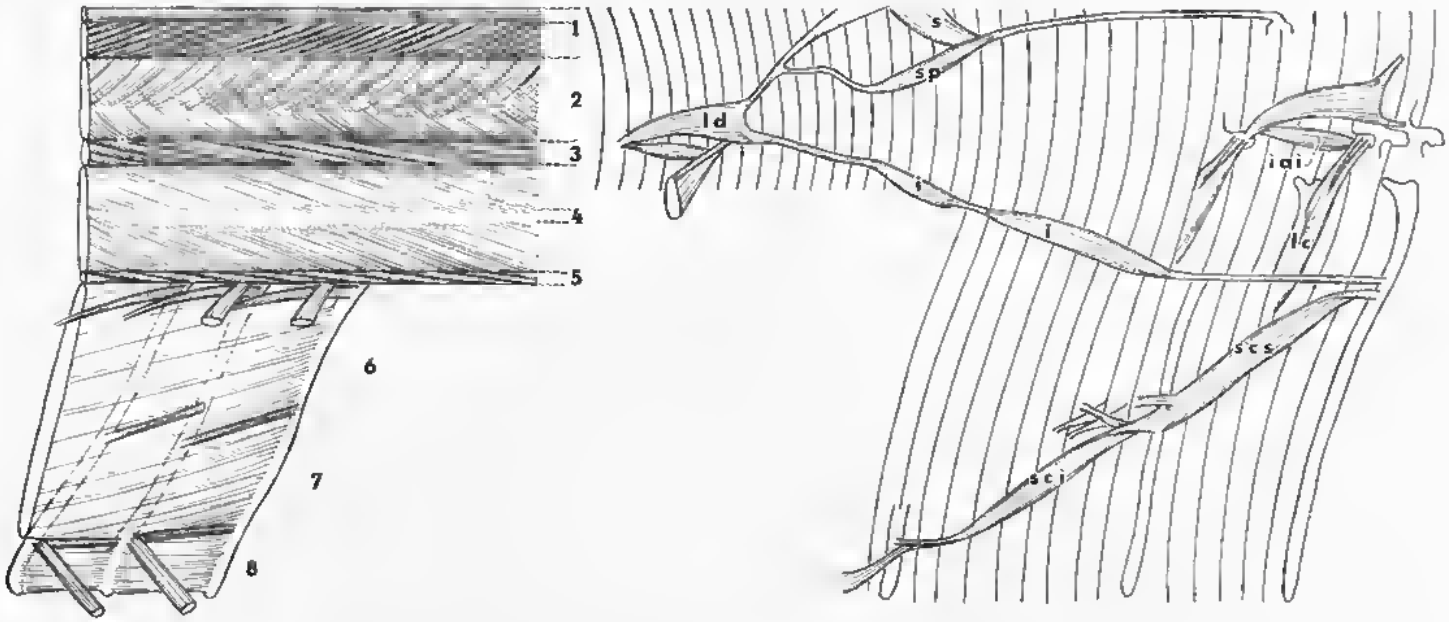


Fig. 45. — Diagramme plan. A gauche, une schématisation des masses musculaires telles qu'elles apparaissaient sur l'animal simplement dépouillé. A droite le motif élémentaire et la correspondance entre les zones longitudinales (de 1 à 8, voir dans le texte) et les diverses parties du motif : i., iliocostal ; i. a. i., interarticulaire inférieur ; t. v., intercostal ventral ; l. c., élévateur de la côte ; l. d., long dorsal ; s., épineux ; s. c. t., supracostal inférieur ; s. c. s., supracostal supérieur ; sp., demi-épineux.

Source : MNHN, Paris

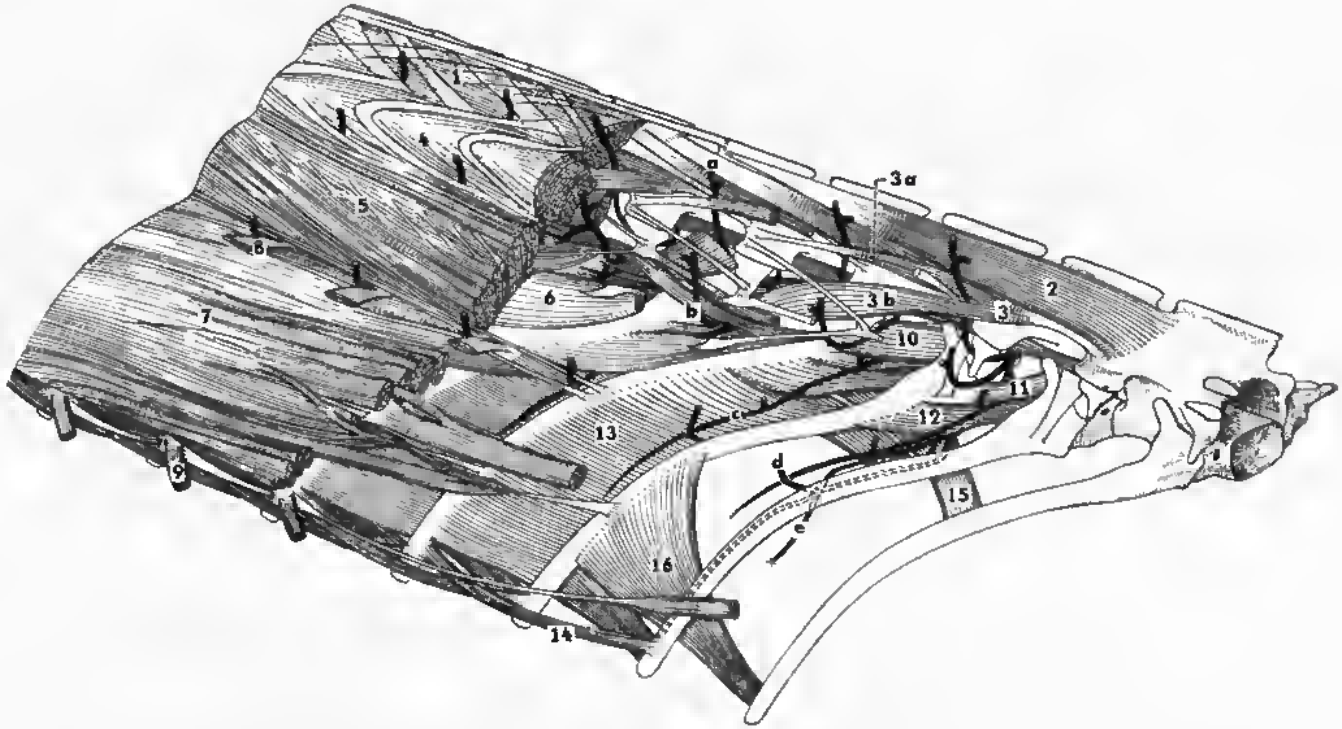


Fig. 46. — Diagramme en perspective. Côté droit.

Musculature épisomatique : 1, cordon de l'épineux et du demi-épineux ; 2, multifide ; 3, interarticulaire supérieur ; 3 a, chef dorsal du précédent ; 3 b, chef ventral ; 4, cordon du long dorsal (l'insertion d'un faisceau est indiquée par des points sur un tendon prolongeant vers l'avant le processus prézygapophysaire) ; 5, cordon de l'iliocostal.

Musculature hyposomatique : 6, élévateur de la côte ; 7, supracostal ; 8, costocutané supérieur ; 9, costocutané inférieur ; 10, tuberculocostal superficiel ; 11, tuberculocostal profond ; 12, intercostal quadrangulaire ; 13, nappe intercostal externe ; 14, intercostal ventral ; 15, portion proximale de l'oblique interne (costal interne supérieur) ; 16, portion distale de l'oblique interne (costal interne inférieur).

Innervation : a, rameau dorsal de la branche rachidienne dorsale ; b, rameau latéral de la même branche ; c, rameau latéral de la branche rachidienne ventrale ; d, rameau moyen de la même branche ; e, rameau médial de la même branche.

Source : MNHN, Paris

D — CONCLUSIONS

Tous les examens précédents, utilisant des techniques diverses, mensurations, radiographie, dissection, histotogie, nous permettent de réunir sur chaque animal étudié une somme de données descriplives trés précises. C'esl à partir de ce matériet, après avoir acquis une représenlation satisfaisante des rapports spatiaux qui s'élablissent entre le squelette, les muscles et les tendons, qu'il nous esl possible d'envisager soit la comparaison de différents types syslématiques entre eux, précisant les homologies muscutaires ou squelettiques comme les affinités, soit l'analyse fonclionnelle de ce lype particulier d'organisalion propre aux Squamates serpentiformes. Celte dernière partie nécessile alors l'emploi de techniques dérivées de la Physique, analyses mécaniques, enregistremenls graphiques et cinématographiques, mais doit nécessairement se référer, en fin de programme, à la connaissance de la réalité anatomique.

*
* *

RESUME

Ce travail représente une somme de connaissances de base indispensables à la compréhension des nombreux problémes d'ordre systématique, évolutif el fonctionnel, posés par les Squamales serpenliformes. Nous avons réuni des données fournies par la littérature à des données issues de nos propres travaux. Les premières, concernanl la paléontologie des Vertébrés et l'embryologie de la verlèbre, de la côte et de la musculature axiale, ont été évidemment choisies et organisées en fonction des secondes ; c'est ainsi par exemple que le problème de la resegmentation des sclérotomes en vertèbres tel que le conçoivent les auteurs récents, nous sert à mieux comprendre nos observalions morpbologiques des hypapophyses cervicales. De même, nous avons lenu à replacer les Squamates serpenliformes dans leur cadre zoologique, ne traitanl pas seulement des Serpents, mais aussi des Lézards apodes et des Amphisbéniens, el nous référant à l'ensemble des Squamates, voire même à leur place dans l'ensemble des Repliles et insislant, comme l'avail déjà fait Vallois à propos de la nomenclature épisomatique, sur l'importance et le sens du slade reptilien dans l'évolution générale des Vertébrés.

Il nous a paru nécessaire de traiter avec une égale importance la morphologie squelettique el la morphologie musculaire. Trop souvent l'os a été lraité comme une forme en soi ; une large place est donc laissée non seulement, dans la description osléologique, aux articulations, mais aussi, dans la description myologique aux inserlions précises des muscles sur le squelette axial.

Dans les deux cas nous sommes partis du type général pour mieux mettre en relief les dispositions caractéristiques des Squamates serpentiformes, lout en tenanl compte de l'existence manifeste de plusieurs modalités d'apodie (dans des lignées différentes) ; il ne s'en dégage pas moins des trails généraux essenliels : diminution des aires d'insertions des muscles avec la présence corrélalive de processus verlébraux, élongation des faisceaux musculaires mobilisant ainsi les segments éloignés, différenciation de faisceaux à partir de couches musculaires ordinairement homogènes, avec la présence corrélative de processus costaux. Les varialions morphologiques régionales et les caractérisations dimensionnelles sonl comparées à celles des formes à membres développés : alors qu'il n'est pas toujours possible de distinguer une région cervicale, la région cloacale des apodes coïncide avec la région sacrée des Télrapodes.

Ces différents aspects morphologiques sont ici illuslrés par des exemples pris parmi les Sauriens, les Amphisbéniens el les Ophidiens. Seule cette confrontalion à un échelon systématique élevé, permel de comprendre certaines particularités comme le maintien sporadique de la segmentalion myomérique dans la masse de l'ilio-costal et même les rapporls d'origine de celte masse avec les masses musculaires voisines, long dorsal et lransversaire épineux. Il paraît ainsi raisonnable d'attribuer une même origine au long dorsal el à l'ilio-costal.

Nous n'avons pas limité la musculature axiale à sa fraclion épisomatique.

Source . MNHN, Paris

Il nous est apparu nécessaire d'appliquer les mêmes techniques d'observation à l'hyposome et à l'épisome. La limite entre ces deux parties de la musculature n'étant pas évidente chez les Reptiles, nous avons utilisé le critère d'innervation. Nos descriptions tiennent donc particulièrement compte des trajets nerveux et de la répartition des rameaux aux différents muscles.

En raison de l'extrême spécialisation de ce type d'organisation, la dissection de la musculature axiale des Squamates serpentiformes nécessite une technique d'approche tout à fait particulière. C'est pourquoi nous avons consacré une partie de ce travail à l'analyse raisonnée de la méthode employée. L'animal choisi est un Colubridé, c'est-à-dire un de ceux qui offrent le plus grand degré de complexité. Cette méthode de dissection constitue donc en outre une illustration détaillée de tous les problèmes généraux traités précédemment. La représentation graphique des résultats de ces examens morphologiques pose des difficultés que nous avons essayé de résoudre surtout en pensant à l'utilisation ultérieure dans une analyse fonctionnelle.

Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum, Paris.

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDER (A.), GANS (C.), 1965. — The pattern of dermal-vertebral correlation in snakes and amphisbaenids. *Zool. Meded.*, Leiden, 41, n° 11, pp. 171-190.

ALEXANDER (A.), 1965. — Caudal autotomy in some Amphisbaenids. State University of Ruffalo. Part III of unpublished Thesis, pp. 101-147.

ANTHONY (J.), MILLOT (J.), 1958. — Anatomie de *Latimeria chalumnae*. T. 1, Squelette et muscles. *Paris*, C. N. R. S., 125 p., 80 pl.

AUFFENBERG (W.), 1958. — The trunk Musculature of *Sauzinia* and its bearing on certain aspects of the myological evolution of snakes. *Breviora*, n° 82, pp. 1-12.

— 1959. — The epaxial musculature of *Siren*, *Amphiuma* and *Necturus*. *Bull. Florida State Mus., Biol. ser.*, 4, pp. 253-265.

— 1961. — Additional remarks on the evolution of trunk musculature in snakes. *The Amer. Mid. Natur.*, 65, 1, pp. 1-16.

— 1962. — A review of the trunk Musculature of the limless land Vertebrates. *Am. Zool.*, 2, pp. 183-190.

BOGERT (C. M.), 1964. — Snakes of the genera *Diaphorolepis* and *Synophis* and the colubrid subfamily Xenoderminae (Reptilia, Colubridae). *Senck. Biol.*, 45, 3/5, pp. 509-531, 48 fig.

BRÜNAUER (E.), 1910. — Die Entwicklung der Wirbelsaüle bei der Ringelnatter, *Arb., aus den Zool. Inst. Univ. Wien*, 18, pp. 133-156, Taf. IX.

BUFFA (P.), 1904. — Ricerche sulla musculatura cutanea dei serpenti e considerazioni sulla locomozione di questi animali. *Atti Acad. Sc. venetotrentino (Padova)*, n. s., 1, pp. 145-225.

BYSTROV (A. P.), EFREMOV (J. A.), 1940. — *Benthosuchus sushkini*, a Labyrinthodont from the Eotriassic of Sharjenga River. *Acad. Sc., U.R.S.S., Trav. Inst. Paleozool.*, 10, 20 p.

CAMP (Ch. L.), 1923. — Classification of the Lizards. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 48, pp. 289-481.

CLIGNY (A.), 1899. — Vertèbres et cœurs lymphatiques des Ophidiens. *Bull. Sci. France et Belg.*, 32, 5e sér., 1, pp. 341-461.

CUVIER (G.), 1835. — Leçons d'Anatomie comparée. *Paris*, 2e édit., 9 vol.

D'ALTON (E.), 1834. — Beschreibung des Muskel-systems einer *Python bivittatus*. *J. Muller's Arch.*, pp. 346-364 ; 432-450 ; 528-543.

DE VOS (C. M.), 1938. — The inscriptional ribs in *Liopelma* and their bearing upon the problem of abdominal ribs in Vertebrata. *Anat. Anz.*, 87, 4, pp. 49-112.

EL TOUBI (M. R.), 1947. — Sacral ribs of Lacertilia. *Nature*, 159 (4036), p. 342.

— et KHALIL (A.), 1950. — Caudal ribs in geckos. *Nature*, 166 (4235), p. 1120.

EMELIANOV (S. N.), 1936. — Die Morphologie der Tetrapodenrippen. *Zool. Jahr.*, 62, pp. 173-274.

ETHERIDGE (R. E.), 1960. — The relationship of the Anoles (Reptilia, Sauria, Iguanidae). An interpretation based on skeletal morphology. University of Michigan unpublished Thesis, 236 p.

FUBRINGER (M.), 1870. — Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den Schlangenähnlichen Sauriern. Vergleichend-anatomische Abhandlung. W. Engelmann, *Leipzig*, 135 p., 25 pl., 203 fig.

GASC (J.-P.), 1961. — Origine et morphologie des hypapophyses chez les Reptiles. *Bull. Soc. Zool. France*, 86, 6, pp. 713-730.

— 1965. — Les adaptations anatomiques du Lézard apode *Feylinia currori* Gray au fouissage par reptation ondulante. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 260, pp. 1248-1251.

Source : MNHN, Paris

— 1965-1966. — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 37, 6, pp. 916-925 ; 38, 2, pp. 99-110.
— 1966. — Les modalités anatomiques de l'adaptation à la locomotion rampante. Thèse de 3e cycle, *Paris*, 166 p. ronéotypées.
— 1967. — Retentissement de l'adaptation à la locomotion apode sur le squelette des Squamates. Colloque international « Evolution des Vertébrés », 1966, C. N. R. S., *Paris*, pp. 360-380, 16 fig.
— 1967. — Un cas particulier de l'adaptation à la vie souterraine, le lézard serpentiforme *Dibamus*, Duméril et Bibron. *C. R. Acad. Sciences*, Paris, t. 265, pp. 41-43, 1 fig.
Gegenbaur (C.), 1896. — Zur Systematik der Rückenmuskeln. *Morph. Jahr.*, 24, pp. 205-208.
Goodrich (E. S.), 1930. — Studies on the structure and development of Vertebrates. Constable and Co, *London*, 837 p.
Göppert (E.), 1896. — Morphologie der Amphibienrippen. *Gegenbaur Festschr.*, I, pp. 395-422, 433-436.
Hoffstetter (R.), 1939. — Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'Ostéologie des Ophidiens. *Arch. Mus. Hist. nat., Lyon*, 15, pp. 1-78.
— 1960. — Sur la classification des Boïdés de Madagascar et des Mascareignes. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.*, 2, pp. 131-138.
— 1964. — Les Sauria du Jurassique supérieur et spécialement les Gekkota de Bavière et de Mandchourie. *Senk. Biol.*, 45, 3/5, pp. 281-324.
— et Gayrard (Y.), 1964. — Observation sur l'ostéologie et la classification des Acrochordidae (Serpentes). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 36, 5, pp. 677-696.
Howes (G. B.), Swinnerton (H. H.), 1901. — On the development of the skeleton of the Tuatara. *Trans. Zool. Soc.*, 14 p. 1.
Kamel (A. H.), 1951. — Sacral ribs of Laeertilia. *Nature*, 168, pp. 660-661.
— 1952. — On the development of the ribs on the sacral region of a reptile, *Chalcides ocellatus*. *Pub. Inst. Fouad 1er Desert*, n° 1, pp. 1-82.
Lehman (J. P.), 1955. — Amphibiens, généralités, *in* Piveteau (J.), Traité de Paléontologie, Masson, *Paris*, 5, pp. 3-52.
Manner (H.), 1899. — Entwicklung der Wirbelsaüle bei Reptilien. *Zeits. f. Wiss. Zool., Leipzig*, 66, p. 43.
Maurer (F.), 1898. — Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien. *Morph. Jahr.*, 26, pp. 1-60.
— 1911. — Ueber das ventrale Rumpfmuskelsystem niederer Wirbeltiere. *Verh. anat. Ges. Vers.*, 25, pp. 55-65.
Mosauer (W.), 1935. — The Myology of the trunk region of snakes and its significance for ophidian taxonomy and phylogeny. *Univ. Calif. Los Angeles, Pub. Biol. Sc.*, 1, pp. 81-120.
Nishi (S.), 1919. — Zur Vergleichenden Anatomie der eigentlichen (genuinen) Rückenmuskeln. *Morph. Jahr.*, 50, pp. 168-318.
— 1938. — Muskeln des Rumpfes, *in* Bolk (L.), Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 5, pp. 351-446.
Parrington (F. R.), 1967. — The vertebrae of early tetrapods. Colloque international « Evolution des Vertébrés », 1966, C. N. R. S., *Paris* (sous presse).
Pockrand (D.), 1937. — Beiträge zur Histologie der Schlangenhaut. *Zool. Jahr.*, 62, pp. 275-322.
Remane (A.), 1936. — Wirbelsaüle und ihre Abkömmlinge, *in* Bolk (L.), Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 4, pp. 1-206.
Roos (P. J.), 1964. — Lateral bending in new locomotion. *Koninkl. neder. Akad. Wetensch., Amsterdam*, ser. C, 67, 4, pp. 223-232.
Schmalhausen (t. I.), 1964. — Origine des Vertébrés terrestres (en russe). *Moscou*, Nauka, 271 p.
Smalian (C.), 1885. — Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. *Zeits. f. Wiss. Zool.*, 42, pp. 125-202.
Straus (W. L.) Jr, Rawles (M. E.), 1953. — An experimental study of the origin of the trunk musculature and ribs in the chick. *Am. J. Anat.*, 92, p. 471.
Tyson (E.), 1682-1683. — Vipera caudi-sona Americana, or the Anatomy of a rattle snake, Dissected at the Repository of the Royal Society in January 1683. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 13, 114, pp. 25-58.
Vallois (H. V.), 1922. — Les transformations de la musculature de l'épisome chez les Vertébrés. *Arch. Morph. gen. Exp.*, 13, pp. 1-535.
Watson (D. M. S.), 1919. — The structure, evolution and origin of the Amphibia. The « orders » Rachitomi and Stereospondyli. *Phil. Trans Roy. Soc. London*, ser. B, 209 p.
Williams (E. E.), 1959. — Gadow's arcualia and the development of Tetrapod vertebrae. *The quart. Rev. Biol.*, 34, 1, pp. 1-32.
Williston (S. N.), 1925. — The osteology of the reptiles. *Cambridge* (Mass.), 300 p.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

I. — Généralités 69

A — Historique 69

B — Données embryologiques 70
1. La vertèbre et la côte reptiliennes 70
— *Segmentation secondaire et vertèbre des premiers Tétrapodes* . . 72
— *Evolution des constituants de la vertèbre des premiers Amniotes* . 74
— *Formation des articulations intervertébrales chez les Reptiles* . . 75
— *Origine et homologie de la côte des Reptiles* 76

2. La musculature axiale 77
Plissements et resegmentation de la musculature axiale 78

C — Données morphologiques 80

— La vertèbre et la côte des Squamates serpentiformes 80
1. La vertèbre 80
a) *Le centrum* 80
b) *L'arc neural* 83
c) *L'hypocentrum* 84
L'autotomie caudale 85

2. Les côtes 86
Le parasternum 88

— Organisation générale de la musculature axiale des Squamates . . 89
1. La musculature épisomatique 89
a) *Système du transversaire épineux* 90
b) *Système du long dorsal* 93
c) *Système de l'ilio-costal* 95
Problème de l'origine de l'ilio-costal 96

2. Musculature hyposomatique 98
a) *Couche médiale* 100
b) *Couche latérale* 100
c) *La masse sous-vertébrale* 101

II. — **Méthode de dissection d'un Ophidien** : *Coluber viridiflavus* Lacépède (Colubridae) 102

A — Examens préliminaires 103
1. Morphologie externe. Mensurations et autres données numériques générales 103
2. Repères topographiques et morphologie régionale de l'axe vertébral . 103
3. Caractéristiques générales de la vertèbre et de la côte 105
4. Examen superficiel de l'animal dépouillé 107

B — Dissection raisonnée 108
1. Musculature épisomatique 109
a) *Système du transversaire épineux* 109
b) *Système du long dorsal* 112
c) *Système de l'ilio-costal* 113

2. Musculature hyposomatique 114
a) *Face externe* 114
b) *Face interne* 116

C — Elaboration de diagrammes synthétiques 118

D — Conclusions 121

Bibliographie 122

Source : MNHN, Paris

LEGENDES DES PLANCHES

Planche I

A. *Feylinia currori* (Scincidés). Radiographie de profil de la portion antérieure (× 2,5).
Composition du complexe atlas-axis : l'hypocentre atlantal est bien développé et forme une petite hypapophyse dirigée vers l'avant ; l'axis possède deux hypapophyses soudées sous le centrum qui les précède (la première se situant sous l'odontoïde).
Région scapulaire : les scapulocoracoïdes se réunissent sur la ligne médiane ; en arrière on peut voir la succession des chevrons parasternaux.

B. *Python*. Radiographies d'une vertèbre post-cardiaque (× 3,3).
Remarquons l'abondance du tissu spongieux et l'orientation des travées, en particulier au niveau du condyle et de la synapophyse.

Planche II

Vipera aspis

A. Coupe sagittale dans l'axe vertébral (× 15).
D'immenses cavités occupent l'axe du centrum (c.) et l'hypapophyse (h.) ; le tissu osseux compact montre une structure lamellaire. Le cartilage articulaire est plus épais du côté condylaire que du côté cotylaire.

B. Coupe transversale au milieu de la vertèbre (base de l'hypapophyse) (× 10).
Les lacunes existent encore à ce niveau dans l'arc neural et s'ouvre (à droite) dans le canal rachidien. De chaque côté de l'extrémité de la neurépine on peut voir les tendons du muscle demi-épineux.

C. Coupe transversale dans la région synapophysaire (× 21).
Noter l'inversion de la courbure des surfaces diapophysaires (d.) et parapophysaire (p.) et l'importance des lacunes, y compris dans la lèle costale (t.).

Planche III

Vipera aspis

Coupe transversale au niveau de la sortie d'un nerf rachidien (× 35).
L'aile postzygapophysaire de la vertèbre précédente vient se loger entre les surfaces prézygapophysaire (p.) et zygosphénienne (z.). Remarquons la division précoce de la branche rachidienne ventrale (v.) et le trajet horizontal de la branche dorsale (d.).

Planche IV

Coupes transversales macroscopiques.

A. *Vipera aspis*, face antérieure, région hépatique antérieure (× 3). Notons l'importance des masses musculaires sous-vertébrales formant deux cordons symétriques de chaque côté de l'hypapophyse. Cette coupe passe dans la portion non respiratoire (postérieure) du poumon.

B. *Coluber viridiflavus*. A gauche, face antérieure ; à droite, face postérieure de la même coupe (× 2,5). Région post-cardiaque antérieure (située entre le cœur et le foie, soit entre la 44e et la 61e vertèbres) ; le poumon (portion respiratoire) occupe la quasi-totalité de la cavité. Notons l'absence de masses musculaires sous-vertébrales (disparition des hypapophyses), et l'importance de la musculature pariétale, en comparaison de la Vipère.

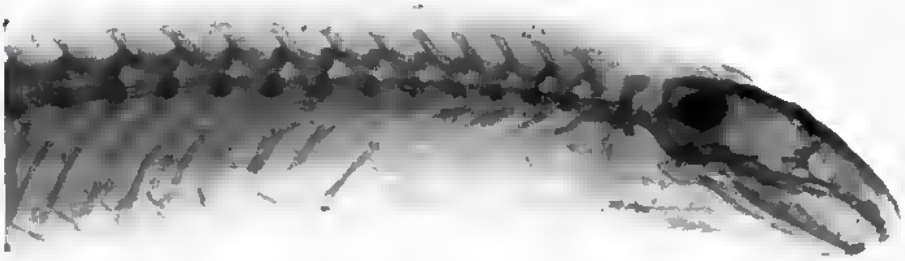
C. *Coluber viridiflavus* (× 10). Détail de l'axe vertébral au niveau de la sortie des nerfs rachidiens. Image comparable à celle de la planche III. A gauche, sortie du nerf rachidien avec ses trois branches.

Dépôt légal : 4e trimestre 1967
7 564 017 6 (P. A.)

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

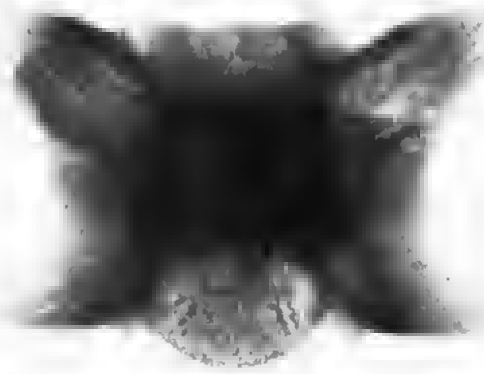
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

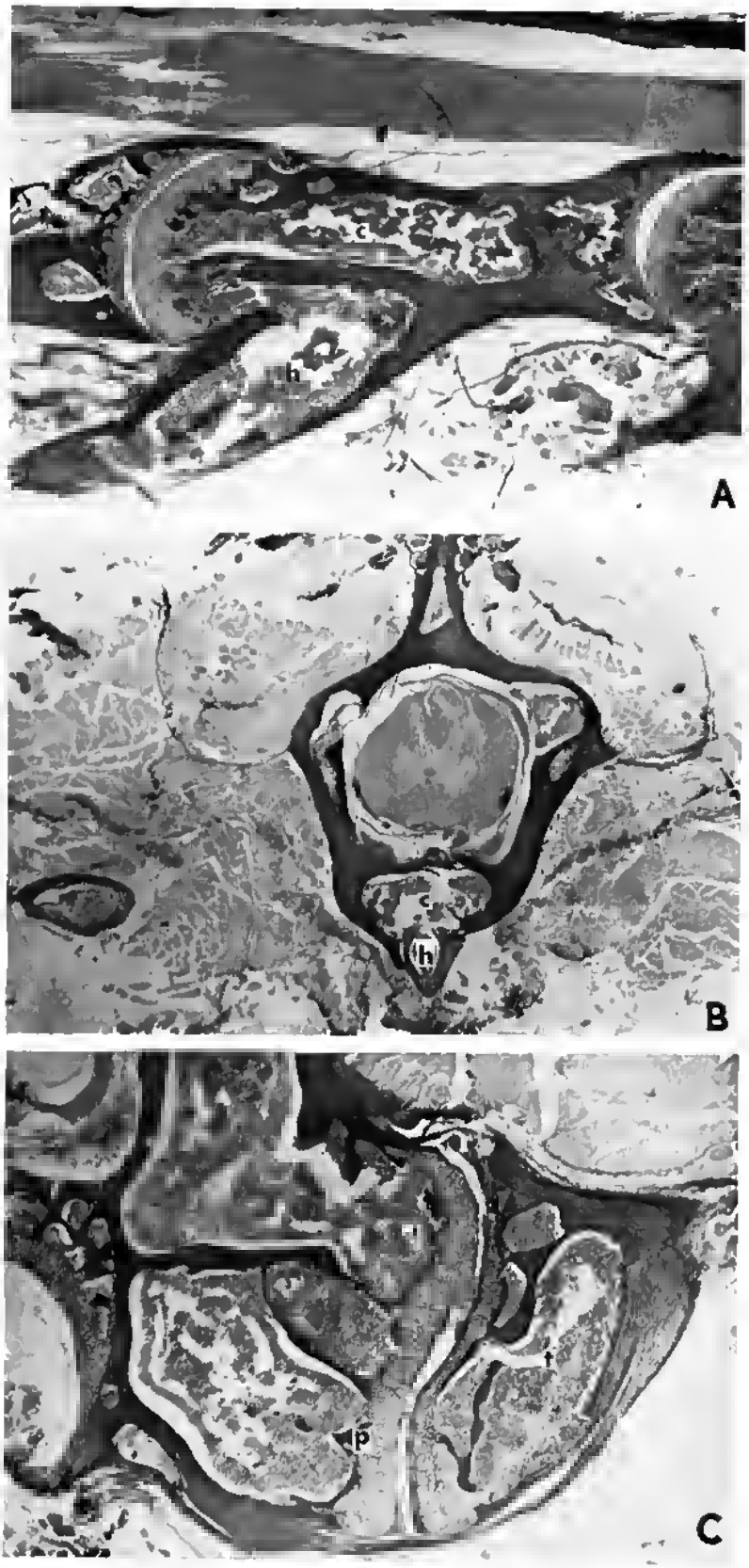


A

B

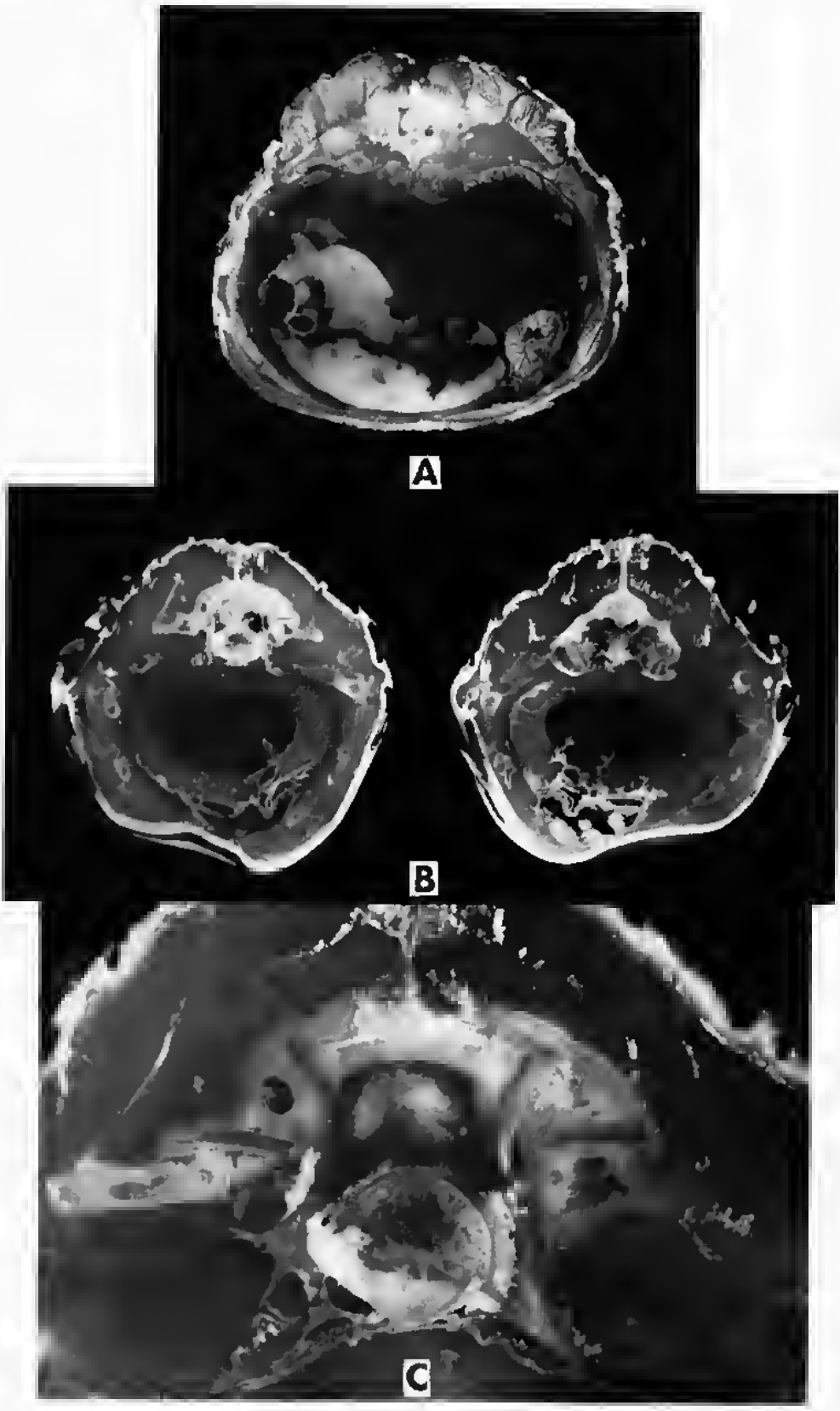


Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris